4° Hl. nat. 134 i/2

ANSTREICHG.

<36618348820010

<36618348820010

Bayer. Staatsbibliothek

GESAMMELTE ABHANDLUNGEN

ÜBER

ENTWICKELUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN

VON

WILHELM ROUX,
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND DIRECTOR DES ANATOMISCHEN INSTITUTS ZU HALLE A/S.

BIBLIOTHECA ... ENSIS

ZWEITER BAND.

ABHANDLUNG XIII—XXXIII,

ÜBER

ENTWICKELUNGSMECHANIK DES EMBRYO.

MIT 7 TAFELN UND 7 TEXTBILDERN.

2

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1895.

8532
384

Festschrift

zum siebenzigsten Geburtstage

Rudolf Leuckarts.

Dem verehrten Jubilar dargebracht

von

seinen dankbaren Schülern.

Mit 40 Tafeln, 43 Figuren im Text und dem Bildnis Leuckarts in Heliogravüre.

gr. 4°. 1892. Mk. 120.—.

Inhalt: Otto Taschenberg, Die bisherigen Publicationen Rudolf Leukart's. — Hermann Welcker, Abnorme Schädelnäthe bei Menschen und Anthropomorphen (mit Taf. I u. II). — Emil Schmidt, Ein Anthropoiden-Fötus (mit Taf. III). — Heinrich Kadyi, Über die Gelenkflächen des Ellenbogengelenks (mit Taf. IV). — Carl Apstein, Callizona Angelini (Kbg) Apstein (mit Taf. V). — Heinrich Simroth, Über einige Raublungenschnecken des Kaukasus (mit Taf. VI und drei Figuren im Text). — Hans Pohlig, Altpermische Saurierfährten, Fische und Medusen der Gegend von Friedrichroda in Thür. (mit Taf. VII und zwei Figuren im Text). — Friedrich Heincke, Variabilität und Bastardbildung bei Cyprinoiden (mit Taf. VIII und drei Figuren im Text). — August Gruber, Einzellige Zwerge (mit zwei Figuren im Text). — Carl Chun, Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung (mit Taf. IX—XIII und drei Figuren im Text). — W. Salensky, Über die Thätigkeit der Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien (mit Taf. XIV und XV). — J. G. de Man, Über eine neue, in Gallen einer Meeresalge lebende Art der Gattung Tylenchus Bast (mit Taf. XVI und drei Figuren im Text). — Charles W. Stiles, On the anatomy of Myzomimus scutatus (Mueller 1869), Stiles 1892 (with plate XVII). — Prospero Sonsino, Studi sui parassiti di molluschi di acqua dolce nei dintorni di Cairo in Egitto (con tavola XVIII). — Arthur Looss, Über Amphistomum subclavatum Rud. und seine Entwicklung (mit Taf. XIX und XX und einer Figur im Text). — Francesco Saverio Monticelli, Cotylogaster Michaelis n. g. n. sp. e Revisione degli Aspidobothridae (con le tavole XXI e XXII e 7 incisioni nel testo). — Hermann Griesbach, Über Plasmastructuren der Blutkörperchen im kreisenden Blute der Amphibien (mit Taf. XXIII). — Carl Rabl, Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier (mit drei Figuren im Text). — Robby Kossmann, Zur Histologie der Chorionzotten des Menschen (mit Taf. XXIV und einer Figur im Text). — Rudolf Frhr. von Seiller, Die Zungendrüsen von Lacerta (mit Taf. XXV und XXVI). — Georg Baur, das Variiren der Eidechsen-Gattung Tropidurus auf den Galapagos-Inseln (mit drei Figuren im Text). — C. L. Herrick, Notes upon the Histology of the Central Nervous System of Vertebrates (with plates XXVII and XXVIII). — Otto Zacharias, Über eine Ichthyophthirius-Art aus den Aquarien der Biologischen Station zu Plön (mit Taf. XXIX). — G. Herbert Fowler, The Morphology of Rhabdopleura Normani Allm. (with plate XXX). — Edward Laurens Mark, Polychoerus caudatus nov. gen. et nov. spec. (with plate XXXI). — D. Bergendal, Einiges über den Uterus der Tricladen (mit Taf. XXXII). — Hermann Henking, Darstellung des Darmcanals von Hirudo (mit Taf. XXXIII). — Otto Bütschli, Über den feineren Bau der contractilen Substanz der Muskelzellen von Ascaris, nebst Bemerkungen über die Muskelzellen einiger anderer Würmer (mit Taf. XXXIV). — Alexander Tichomirow, Aus der Entwicklungsgeschichte der Insecten (mit Taf. XXXV). — Eugen Korschelt, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden (mit Taf. XXXVI und XXXVII und neun Figuren im Text). — Oswald Seeliger, Über die erste Bildung des Zwitterapparates in den jungen Pyrosomenstöcken (mit Taf. XXXVIII). — C. O. Whitman, The Metamerism of Clepsine (with plates XXXIX and XL). — Fritz Zschokke, Die Fortpflanzungsthätigkeit der Cladoceren der Hochgebirgsseen. — Ludwig Wunderlich, Der Wechsel des Hornes des Rhinoceros unicornis L. — Alexander Brandt, Über Hörner und Geweihe (mit drei Figuren im Text).

GESAMMELTE ABHANDLUNGEN

ÜBER

ENTWICKELUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN

VON

WILHELM ROUX,
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND DIRECTOR DES ANATOMISCHEN INSTITUTS
ZU HALLE A/S.

ZWEITER BAND.

ABHANDLUNG XIII—XXXIII,

ÜBER

ENTWICKELUNGSMECHANIK DES EMBRYO.

MIT 7 TAFELN UND 7 TEXTBILDERN.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1895.

BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS

Alle Rechte, auch das der Uebersetzung, einschliesslich von Einzel-Abhandlungen, vorbehalten.

Staatsbibliothek
München

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Inhalt des zweiten Bandes.

Seite

Nr. 13. „Einleitung“ zu den „Beiträgen zur Entwickelungsmechanik des Embryo“. 1885 . 1— 23

„ 14. Die Entwickelungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. Festrede. 1889 24— 54

„ 15. Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik. 1892 55— 94

„ 16. Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. 1883 95—124

„ 17. Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung. 1883 125—143

„ 18—22, 25 u. 27. „Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo“:

„ 18. Beitrag I: Zur Orientirung über einige Probleme der embryonalen Entwickelung. 1885 144—255

„ 19. Beitrag II: Ueber die Entwickelung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. 1884 . 256—276

„ 20. Beitrag III: Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Theilung des Froscheies. 1885 277—343

„ 21. Beitrag IV: Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes. 1887 344—418

„ 22. Beitrag V: Ueber die künstliche Hervorbringung „halber“ Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen, sowie über die Nachentwickelung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. 1888 419—521

„ 23. Ueber die Lagerung des Materiales des Medullarrohres im gefurchten Froschei. 1888 522—538

Seite

Nr. 24. Ueber die Entwickelung des Extraovates der Froscheier. 1889 . 539—540

„ 25. Beitrag VI: Ueber die „morphologische Polarisation“ von Eiern und Embryonen durch den electrischen Strom, sowie: über die Wirkung des electrischen Stromes auf die Richtung der ersten Theilung des Eies. 1891 . . 541—765

„ 26. Ueber das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. 1892 . . . 766—817

„ 27. Beitrag VII: Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwickelungshypothesen. 1893 818—871

„ 28. Ueber die Specification der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. 1893 872—919

„ 29. Ueber die ersten Theilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. 1893 920—926

„ 30. Ueber richtende und qualitative Wechselwirkungen zwischen Zellleib und Zellkern. 1893 927—939

„ 31. Die Methoden zur Hervorbringung halber Froschembryonen und zum Nachweis der Beziehung der ersten Furchungsebenen des Froscheies zur Medianebene des Embryo. 1894 . 940—986

„ 32. Ueber die Selbstordnung der Furchungszellen. 1893 . 987—995

„ 33. Nachwort. 1895 996—1024

Zusammenfassung: Regeln und gestaltende Wirkungsweisen . 1025—1033

Autorenregister . 1034—1039

Sachregister . 1040—1075

Bayerische
Staatsbibliothek
München

Nr. 13.

„Einleitung“

zu den

„Beiträgen zur Entwickelungsmechanik des Embryo“.

1885.

Zeitschrift für Biologie Bd. XXI. München, Juli 1885.

Inhalt.

	Seite
Kinematik der Entwickelung	2
Kinetik der Entwickelung	3
Definition der Entwickelungsmechanik	4
Definition der Entwickelung	4
Arten der Entwickelung:	
a) Epigenesis oder Produktion von Mannigfaltigkeit	5
b) Evolution oder Wahrnehmbarwerden von Mannigfaltigkeit	5
Anorganisches Vorkommen der Evolution	6
Anorganisches Vorkommen der Epigenesis	7
c) Metamorphose von Mannigfaltigkeit	8
Combination von Evolution und Epigenesis	9
Organismen ohne Entwickelung	13
Methode der Entwickelungsmechanik	13
Nächste Aufgabe: Bestimmung des Ortes der Ursachen	14
Selbstdifferenzirung, Differentiatio sui	15
Abhängige Differenzirung, Differentiatio ex alio	15
Selbstdifferenzirung des ganzen Eies	17
Wirkung der Schwere, des Lichtes	18
Selbstdifferenzirung und abhängige Differenzirung von Theilen des Eies	19
„Gemischte Differenzirung“, Differentiatio mixta	20

Die beschreibende Embryologie ist durch unermüdlichen Fleiss und Scharfsinn vieler Forscher seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts so weit gefördert worden, dass wir fast von jedem Organe der Wirbelthiere und vieler Wirbellosen bis zu einem gewissen Grade der Genauigkeit diejenigen „Formenveränderungen“ kennen, unter denen sich dasselbe successive aus dem befruchteten Ei hervorbildet.

Nachdem somit schon ein annähernder Ueberblick über die formalen Veränderungen, welche während der Entwicklung vor sich gehen, gewonnen ist, ist es wohl berechtigt, noch einen Schritt weiter, nach der Kenntniss der „Vorgänge“ zu streben, durch welche diese Formwandlungen hervorgebracht werden.

Dieses weitere Ziel lässt sich in zweifacher Weise auffassen: einmal wiederum formal, sofern bloss die „formalen“ Vorgänge erkannt und beschreibend dargestellt werden sollen. Als das letzte Ziel dieses Strebens würde die vollkommene Kenntniss des Weges zu bezeichnen sein, welchen jedes gesonderte Bahnen einschlagende Theilchen des befruchteten Eies bis zu seiner, des Theilchens letzten Verwendung zum Aufbaue des Organismus durchläuft, verbunden mit der Kenntniss des Weges aller von aussen aufgenommenen und bis zur Vollendung der Entwicklung des Individuums zum Aufbaue irgendwie verwendeter Theile [sowie die Kenntniss der Anordnung aller dieser Theilchen zu einander in jedem Momente der Entwickelung]. Erst mit der Wiederaus- [**412**] scheidung der Theilchen aus dem Organismus würden wir dieselben vor Erreichung des Culminationspunktes der Entwicklung aus unserer Beobachtung entlassen. Dem Anfange derartiger Betrachtung hätte die Kenntniss der Lagerungsbeziehung aller Theile des seine Entwicklung beginnenden Eies zu einander vorauszugehen.

Dies wäre die descriptive Definition der vor uns liegenden weiteren Aufgabe der Embryologie; kurz gefasst also: die vollkommene Beschreibung aller, auch der kleinsten Entwicklungsvorgänge als Substanzbewegungen der Theile des Eies und der von ihm aufgenommenen Theile bis zur vollen Entwicklung des Individuums, gestützt auf die vollkommene Kenntniss der Anordnung und äusseren Beschaffenheit jedes kleinsten Theilchens des

befruchteten Eies: eine „Kinematik der Entwicklung“, wenn wir, wie wohl zu empfehlen ist, uns an Ampère's Eintheilung der Bewegungslehre anschliessen.

Wenn wir diese Kenntnisse hätten, so würden wir im Stande sein, die ganze embryonale Entwicklung rein descriptiv darzustellen und sie somit als eine descriptive Wissenschaft zu behandeln [im Sinne Kirchhoff's, welcher die Mechanik als eine beschreibende Wissenschaft bezeichnet und behandelt]. Wir werden aber dieses Ziel nicht nur nie erreichen, sondern auch nicht einmal uns ihm bloss durch Beobachtung des normalen Geschehens erheblich viel weiter zu nähern vermögen, als es bereits geschehen ist. Dies aus dem Grunde, weil sowohl diejenigen Bewegungen der Theilchen, welche gruppenweise die einzelnen, äusserlich sichtbaren Formwandlungen hervorbringen, wie auch die Bewegungen, welche die sogenannten qualitativen Veränderungen hervorbringen, ihrer Hauptsache nach der directen Beobachtung entzogen sind.

Gleichwohl ist nicht von vornherein zu sagen, dass wir dauernd auf die Kenntnissnahme von ihnen verzichten müssten, denn es gibt noch einen andern Weg, sie kennen zu lernen, den des inductiven und deductiven Schliessens auf Grund der Causalität.

Es leuchtet ein, dass die Entwicklungsbewegungen der Theilchen des seine Entwicklung beginnenden Eies nach dem ersten Momente der Entwicklung, wenn überhaupt, so nur einen kleinsten Zeitraum und eine minimalste Strecke hindurch selbstständige d. h. rein dem eigenen Beharrungsvermögen folgende sein werden, dass im nächsten Momente schon gegenseitige Beeinflussungen stattfinden [**413**] müssen, welche in den dadurch hervorgerufenen Veränderungen eben die Entwicklung darstellen.

Es leuchtet weiterhin ein, dass, wenn wir die gegenseitige Lagerungsbeziehung aller Theile des Eies im Momente des Entwicklungsbeginnes, nebst den Beschleunigungen, die jedem derselben dabei ertheilt worden sind, und die den Theilchen immanenten Kräfte selbst kennten, wenn somit alle inneren Ursachen der Entwicklung eines einzigen Momentes der Entwicklung und weiterhin noch alle von aussen hinzukommenden Componenten während des gan-

zen Verlaufes der Entwicklung uns bekannt wären, wir daraus die künftigen Entwicklungsbewegungen aller Theilchen abzuleiten und so die Lücke der directen Beobachtungen auszufüllen vermöchten. Eine derartige ursächliche Entwicklungslehre würde den Namen „Kinetik“ der Entwicklung verdienen.

Wir werden keine von beiden so unterschiedenen Wissenschaften vollendet sehen; aber wir werden immer beide mit einander zu pflegen haben, um auf beiden Wegen uns unserem Ziele zu nähern; der somit nöthigen Vereinigung beider Wissenschaften können wir den Namen **„Entwicklungsmechanik“** des Embryo beilegen. Es liegt in der Natur der Verhältnisse, dass von den beiden Theilen, welche dieser Terminus darnach umfasst, die Kinematik, die bloss descriptive Bewegungslehre, von der Kinetik, der ursächlichen Bewegungslehre [oder der Lehre von den Wirkungen der Theile auf einander] mehr und mehr in die Rolle einer blossen-Hilfswissensschaft gedrängt werden muss.

Insofern es, abgesehen von der Entwicklung des Eies, der Knospen etc. noch viele andere Entwicklungsvorgänge gibt und es von Nutzen sein wird, diese zur Belehrung vergleichsweise mit in Betracht zu ziehen, so werden wir eine „allgemeine Entwicklungsmechanik“ zu unterscheiden haben von der speciellen des Embryo, welche den speciellen Gegenstand unserer Untersuchungen bilden soll.

Die Entwicklungsmechanik im allgemeineren Sinne ist, mit Bevorzugung ihres kinetischen Theiles, als die Wissenschaft von der Beschaffenheit und den Wirkungen derjenigen Combinationen von Energie zu bezeichnen, welche Entwicklung hervorbringen.

[**414**] Unter „Entwicklung“ selber verstehen wir, den Begriff in seiner gewöhnlichen Bedeutung gefasst, das Entstehen von wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit. In der Wahrnehmbarkeit der entstehenden Mannigfaltigkeit enthält dieser Begriff ein menschlich subjectives Moment, welches uns bezüglich weiterer Einsicht nöthigt, ihn selber in zwei verschiedene Theile zu zerlegen: In die wirkliche Production von Mannigfaltigkeit und in die blosse

Umbildung von nicht wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit in wahrnehmbare, sinnenfällige.

Die so unterschiedenen beiden Arten von Entwicklung stehen in einem Verhältnisse zu einander, welches an die alten Gegensätze der Epigenesis und der Evolution erinnert, also an die Alternative einer Zeit, in der es die Aufgabe und alleinige Möglichkeit war, zunächst die geformten Producte der Bildungsvorgänge, die äusserlich sichtbaren Formwandlungen festzustellen. Bei dieser descriptiven Untersuchung der formalen Entwicklung trug die Epigenesis, die successive Bildung neuer Formen den vollkommenen Sieg über die Evolution, über die blosse Wahrnehmbarwerdung von vornherein vorhandener Formeneinzelheiten davon.

Bei einem tieferen Eindringen in die Bildungsvorgänge, dessen die causale Untersuchung benöthigt, werden wir indes von neuem vor diese Alternative gestellt und zugleich veranlasst, sie in einer tieferen Bedeutung zu erfassen. Wenn hierbei die bisherigen Bezeichnungen beibehalten werden sollen, so bedeutet alsdann **„Epigenesis“** nicht bloss die Bildung mannigfacher Formen durch die Kräfte eines formal einfachen, aber vielleicht in seinem Innern ausserordentlich complicirten Substrates, sondern die Neubildung von Mannigfaltigkeit im strengsten Sinne, die wirkliche Vermehrung der bestehenden Verschiedenheiten. **„Evolution“** dagegen ist hiernach das blosse Wahrnehmbarwerden präexistirender latenter Verschiedenheiten.

Es ist klar, dass nach diesen allgemeineren Definitionen Vorgänge, welche der formalen Betrachtung als Epigenesis sich darstellen, in Wirklichkeit vorwiegend oder ausschliesslich Evolutionen sein können; und wir erkennen demnach, dass wir bei dem beabsichtigten tiefern Eindringen in das Ent- [**415**] wicklungsgeschehen aufs Neue vor die Frage gestellt werden: Ist die embryonale Entwicklung Epigenesis oder Evolution [oder Combination beider (siehe Nr. 13, S. 419, 423 u. 428)] [1])?

[1]) Dieses wichtige Problem des Antheils der Evolution und der Epigenesis an der individuellen Entwicklung wurde später im Sinne der hier gegebenen Defi-

Diese beiden Arten der Entwicklung sehen wir in der anorganischen Natur meist mit einander verbunden vorkommen. Je tiefer wir aber in einen beobachteten Entwicklungsvorgang eindringen, um so mehr erkennen wir in der Regel, dass ein grosser Theil dessen, was uns beim ersten Ueberdenken der Beobachtung als neugebildete Mannigfaltigkeit erschien, einer Metamorphose von präexistirenden Verschiedenheiten seinen Reichthum an sinnenfälliger Mannigfaltigkeit verdankt.

So werden wir zunächst geneigt sein, die Berge und Thäler unserer Erde rein als im Laufe des Erdgeschehens neu gebildete Mannigfaltigkeiten aufzufassen; und doch belehrt ein tieferes Nachdenken, dass in der durch Abkühlung zuerst erstarrten Erdkruste bei weiterer Abkühlung und Verkleinerung des Erdinnern und der dadurch bedingten Stauung der harten Rinde in sich selbst Sprünge und Einstülpungen, als die ersten Anlagen von Berg- und Thalbildung, immer nur an den Stellen jeweilig vorhandenen geringsten Widerstandes entstehen konnten, ebenso wie in späterer Zeit ceteris paribus Erosionsthäler an den Stellen geringsten Widerstandes gegen die lösende und mechanische Kraft des Wassers [ausser an den Stellen stärkerer Einwirkung solcher Kräfte] sich bilden mussten. Es waren also als Vorbedingungen so reicher Berg- und Thalbildung schon zahlreiche Ungleichheiten in der Erdrinde vorhanden, welche ihrerseits weiterhin von Ungleichheiten in der Zusammensetzung der Erde zur Zeit der Erstarrung abhängig waren; und diese wiederum müssen von Verschiedenheiten in der Bewegung, Wärme oder Mischung der Theile schon zu Zeiten herstammen, in denen wir uns mit Kant und Laplace das Weltall noch als ein in Bewegung befindliches Gasgemisch vorstellen.

nitionen ausführlich theoretisch behandelt von A. Weismann mit dem Ergebniss der fast reinen Evolution (s. das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung 1892) und von O. Hertwig mit dem Ergebniss der fast reinen Epigenesis (Aeltere und neuere Entwicklungstheorien 1892; Präformation oder Epigenesis? 1894), während mir ein annähernd gleicher Antheil beider Principien richtiger zu sein schien, trotz der von mir (Nr. 22) nachgewiesenen Selbstdiffenzirung der vier ersten Furchungszellen; neben dem Antheil letzterer wurde von mir stets auch auf den Antheil differenzirender Correlationen hingewiesen (s. Nr. 18 S. 477 u. f.), wie entgegen irrthümlicher Unterstellungen bemerkt sei (s. Nr. 26 S. 52, Nr. 27, Nr. 28 und 31).]

Ebenso werden wir nicht annehmen dürfen, dass die hochgradige Mannigfaltigkeit feiner Reliefverschiedenheiten die auf der Bruchfläche irgend eines von uns erzeugten scheinbar homogenen Gebildes, sei es z. B. der gebrochenen Achse einer Locomotive oder eines zersprungenen Fernrohrobjectives sich darbietet, allein derjenigen Kraft, welche die Zusammenhangstrennung bewirkt hat, ihre Entstehung verdankt; denn diese feinen Verschiedenheiten folgen nicht den Richtungen stärkster [**416**] Kraftvertheilung. Die Abweichungen von diesen letzteren finden vielmehr ihre Ursache in Ungleichheiten der Spannungen zwischen den einzelnen Theilen, welche ihrerseits wieder von ursprünglichen Verschiedenheiten des Materiales oder der Bewegung und Abkühlung seiner Theile herrühren.

Aus dieser Einsicht ist indes nicht zu folgern, dass in letzter Instanz alle Mannigfaltigkeit, welche wir wahrnehmen, bei genügend tiefem Eindringen unserer Erkenntniss sich blos als Metamorphose schon vorhanden gewesener Verschiedenheiten als Evolution erweisen würde. Im Gegentheil, es gibt Arten der wirklichen Neuerzeugung, Epigenesis unzählbarer Verschiedenheiten aus wenigen einfachen Bedingungen.

Nehmen wir z. B. an, es gäbe ein Stück nach allen Richtungen hin vollkommen isotroper Substanz, und es wäre möglich gewesen, eine Billardkugel daraus zu drehen, ohne die elastische Isotropie zu stören, so würde doch der erste Stoss schon diese Gleichheit für immer vernichten, sofern das Material nicht zugleich auch absolut vollkommene Elasticität besässe. Könnten wir diese Kugel nach dem einen Stosse in eine Macerationsflüssigkeit legen, welche alle Theile ungleicher Dichtigkeit von einander löste ohne den Zusammenhang gleich dichter Theile zu alteriren, so würde dieselbe in eine unzählbar grosse Anzahl um den Anstosspunkt geordneter Schalen zerlegt werden und uns so augenfällig das unermessliche epigenetische Schaffensvermögen der Natur demonstriren.

Um letzteres in Wirklichkeit zu thun, brauchen wir nur die äquipotentialen Linien eines von zwei Punkten aus durch eine geeignete Metallplatte geleiteten elektrischen Stromes sich selber darstellen zu lassen, oder einem Magneten durch Ueber-ihn-Halten einer

mit Eisenpfeilspänen bestreuten Glasplatte unter leichter Erschütterung derselben Gelegenheit zu geben, Faradey's magnetische Kraftcurven zu bilden, oder noch einfacher einen Tropfen farbiger Flüssigkeit in ein Glas ruhenden Wassers fallen zu lassen[1]).

Um weiter in die Probleme der Entwicklung eindringen zu können, müssen wir weiterhin die Evolution, die Umwandlung verborgener Mannigfaltigkeit in wahrnehmbare durch Analyse objectiviren und sie so ihres subjectiven Charakters entkleiden.

[**417**] In Berücksichtigung der Leistungsfähigkeit unserer Sinne, in deren Wahrnehmungsbereich die Vorgänge fallen sollen, speciell in Anknüpfung an das Gesichtsorgan, mit welchem wir bis jetzt allein die Entwicklung der uns später beschäftigenden Gebilde zu beobachten vermögen, kann das Wahrnehmbarwerden beruhen: Erstens auf einem einfachen Grösserwerden, unter vollkommener Erhaltung aller Proportionen, also auf gleichmässigem Wachsthum nach allen Richtungen hin, wie es z. B. bei der Krystallbildung, wohl nie aber im organischen Geschehen rein vorkommt.

Zweitens kann die nicht wahrnehmbare Mannigfaltigkeit, ohne Aenderung ihr später wahrgenommenen räumlichen Dimensionen, in ihrer Natur derart verändert werden, dass sich ihre bisher unsichtbar ungleichen Theile nunmehr auch gegen das Licht also gegen die Form von Energie ungleich verhalten, welche die Beziehungen zwischen der Aussenwelt und unserem Auge vermittelt. Dies kann z. B. bei der unsichtbaren Schrift eines mit gelöstem Cabaltchlorür geschriebenen Briefes durch Erwärmen desselben geschehen, da dadurch das farblose Hydrat des Salzes sein Wasser

[[1]) Sind die Bedingungen zur Produktion dieser Mannigfaltigkeit in verschiedenen Fällen ganz dieselben, also typische, so muss auch die producirte Mannigfaltigkeit in diesen Fällen die gleiche, also typische, werden, so wie es bei den Nachkommen eines Elternpaares der Hauptsache nach auch der Fall ist. Es ist aber infolge des steten Wechsels der äusseren Verhältnisse sehr schwer, künstlich ganz die gleichen Bedingungen herzustellen. Soweit solche typische Epigenese bei der individuellen Entwickelung vorkommt, müssen daher ganz besondere feste und wohl auch noch durch Selbstregulationsmechanismen soweit als nöthig in ihrer Constanz besonders gesicherte Erzeugungsbedingungen vorhanden sein; ist dies aber der Fall, dann kann auch unendlich viel typische Mannigfaltigkeit auf diese Weise hervorgebracht werden, wie ich entgegen Weismann vertrete.]

verliert und dabei eine blaue Farbe annimmt; oder dasselbe findet statt, wenn der Photograph das noch unsichtbare Bild auf der exponirten Platte durch Uebergiessen derselben mit gelöstem schwefelsauren Eisenoxydul wahrnehmbar macht und so, wie er sagt: „entwickelt". Dasselbe geschieht seitens des Mikroskopikers täglich, indem er optisch von ihrer Umgebung nicht differenzirten Gewebebestandtheilen nach J. Gerlach's Methode durch Einlegen des ganzen Gewebes in Farbstofflösungen Gelegenheit gibt, ihre eventuellen chemischen Verschiedenheiten in einer sichtbar werdenden Weise zu bethätigen. Oder indem wir die unsichtbaren ultrarothen oder ultraviolleten Strahlen des Spectrums durch die Phosphorescenz des Schwefelcalciums resp. durch die Fluorescenz des schwefelsauren Chinins in sichtbare Strahlen verwandeln. Um eines der oben schon erwähnten Beispiele heranzuziehen, so wurde der Einblick in die verborgene Mannigfaltigkeit des Inneren der Locomotivenachse dadurch gewonnen, dass deren Festigkeit durch äussere Krafteinwirkung über ihre Grösse in Anspruch genommen wurde, wodurch an den Stellen geringster Festigkeit eine Continuitätstrennung stattfand, die uns in der Formenmannigfaltigkeit der [**418**] Bruchfläche einen Theil der vorhanden gewesenen Mannigfaltigkeit ungleicher innerer Kraftwirkungen offenbarte.

Drittens können diese beiden Arten: das Wahrnehmbarwerden durch einfache Vergrösserung und dasjenige durch Umänderung der Natur der Verschiedenheiten, mit einander vereinigt vorkommen. Dies z. B. wenn die Schwingungen einer Stimmgabel durch Reflexion eines Flammenbildes unter Benutzung eines rotirenden Spiegels an der Wand vergrössert sichtbar gemacht werden. Das vergrösserte Bild der Schwingungen wird dabei zugleich durch den rotirenden Spiegel in der Rotationsrichtung auseinandergezogen und so deformirt. Die Deformation kann dabei je nach der Einrichtung des Apparates unabhängig von der Gesammtvergrösserung des Schwingungsbildes stattfinden, oder beide können untrennbar mit einander verbunden sein. Letzteres ist vielleicht bei mehreren Evolutionsvorgängen der embryonalen Entwicklung der Fall, z. B. wenn ein Gemisch mit ungleicher Wachsthumsfähigkeit begabter Theile Gelegenheit erhält, diese Ungleichheit zu bethätigen [wie

z. B. eine Kugel von Brodteig, dem aber an verschiedenen Stellen verschiedene Mengen von Hefe zugesetzt war, wenn sie in die nöthige Wärme kommt]; hierbei werden die Theile mit Nothwendigkeit ihre relative Lagerung zu einander ändern müssen und auch bei ursprünglich einfachster Gestalt des Ganzen eine Mannigfaltigkeit äusserer Formen produciren [welche um so grösser wird je länger diese Bethätigung andauert]. Und es ist weiterhin anzunehmen, dass die im Wechsel der Bewegung und im Wechsel der Substanz fortwährend neu erzeugten typischen Anordnungen der Atome und Moleküle der organisirten Gebilde, welche ich als Metastructuren (siehe Nr. 17 S. 19) bezeichnet habe, auch bloss unter gleichzeitiger Metamorphose dieser Anordnung ins Grosse sich umzubilden oder umgebildet zu werden vermögen.

Ausser der Metamorphose, welche die Wahrnehmbarwerdung hervorbringt, verdient noch die Metamorphose schon wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit der Erwähnung. Derartige Verwandlungen würden nach der oben gegebenen Definition der Entwicklung von uns nur insoweit zu berücksichtigen sein, als sie zugleich auch mit Vermehrung der Mannigfaltigkeit verbunden sind. Doch wie schon hierin der Sprachgebrauch nicht sehr streng geschieden hat, so werden auch wir Veranlassung haben, diesen von R. Virchow als Metaplasie bezeichneten Vorgang soweit er in der embryonalen [**419**] Entwicklung vorkommt, mit in den Bereich unserer Untersuchungen zu ziehen.

Ebenso wie die Unterarten der Evolution, die einfache Vergrösserung und die Metamorphose, sind auch andererseits die Evolution selber und die Epigenesis oft untrennbar mit einander verbunden. So auch in den oben angegebenen Beispielen der Epigenese. Wir werden uns dies an einer eingeworfenen Fensterscheibe leicht vorstellen können; die radiären und die concentrischen Sprünge stellen in den Linien stärkster Kraftwirkung die neu producirte Mannigfaltigkeit dar, und die Reliefverschiedenheiten auf den Sprungflächen selber bekunden uns wiederum die ungleichen inneren Zustände, welche vorher schon in der Scheibe präexistirten.

Es könnte daher erspriesslich sein, zunächst ganz allgemein

drei Arten von Entwicklungsmechanik auszubilden: die Mechanik der Neubildung von Mannigfaltigkeit, die Mechanik der Metamorphose von bloss zu erschliessenden Verschiedenheiten in wahrnehmbare, und die Mechanik der Verknüpfung beider primären Typen. Wir werden später Gelegenheit nehmen müssen, uns einen etwas eingehenderen Einblick in diese Gebiete zu verschaffen, als es durch die vorstehende kurze Erörterung geschehen ist, da sich die Vorgänge, welche unsere Specialaufgabe bilden, aus dem Zusammenwirken aller drei zusammensetzen.

Wenn wir diese Specialaufgabe von vornherein unter den Gesichtspunkt des Spinoza-Kant'schen Begriffes „Mechanismus" gebracht haben, so geschah diese Praesumption in der Voraussicht, dass bei dem materiellen Ablaufe der Entwicklungsvorgänge des Embryo nichts Metaphysisches in Betracht zu kommen habe, dass diese Vorgänge durchaus ein dem Gesetze der Causalität unterstehendes Geschehen darstellen. Auf solche Voraussicht allein kann sich auch unser Unterfangen gründen, dieselben erforschen zu wollen. Ich habe diese Voraussicht nicht einfach aus unserer gegenwärtigen Weltauffassung entnommen, sondern ich habe es mir Jahre der Ueberlegung kosten lassen, den Möglichkeiten nachzuspüren, wie aus einem relativ oder scheinbar Einfachen ohne entsprechende gestaltende Einwirkung von aussen ein so complicirtes und typisch geformtes Gebilde hervorgehen kann, wie etwa das Hühnchen aus dem [**420**] Eie. Diese Mühe war, vom Standpunkte der Wissenschaft aus betrachtet, überflüssig, da diese Fragen bereits von den Philosophen eingehends und am vollkommensten wohl von Hermann Lotze[1]) behandelt worden waren. Es ist hier ein Gebiet, wo der Naturforscher zunächst beim Philosophen in die Lehre zu gehen hat, wenn er seine Kraft nicht an die Erringung von schon Bekanntem verschwenden will; und ich

[1]) H. Lotze, Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens 1851, Buch 2, Cap. III. Ein ausführliches Excerpt findet sich bei A. Rauber (Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren 1880 S. 52—58), welcher seinen eigenen, meiner Auffassung nach leider oft verirrten causalen Untersuchungen eine sorgfältige Zusammenstellung der ersten Keime gleicher Bestrebungen in der älteren Literatur vorausgeschickt hat, worauf hier verwiesen wird.

kann nicht genug den Genossen gleichen Strebens anrathen, die bezüglichen Schriften eingehends zu studiren. Aber da es uns nicht, wie dem Philosophen auf diesem Gebiete, bloss um allgemeine Möglichkeiten, sondern um thatsächliche Wahrheiten zu thun ist, so werden wir uns andererseits auch sorgfältig vor der Ueberschätzung des empirischen Werthes dieser philosophischen Betrachtungen zu hüten und sie bloss als heuristische Principien für unsere mühsamen exacten Einzelforschungen zu benützen haben. Obgleich ich somit, objectiv betrachtet, Kraft vergeudet habe, indem ich mir all das, was von dieser Seite her bereits errungen war, aufs neue selbständig erarbeitete, so will ich diese Arbeit doch nicht für ganz verloren erachten. Es war mir einmal eine hohe Genugthuung zu sehen, dass ich oft bis ins Einzelnste hinein zu ganz denselben Resultaten, ja sogar zur Verwendung derselben Gleichnisse gekommen war als H. Lotze; andererseits aber hoffe ich, dass mein von vornherein auf die empirische Prüfung der gewonnenen Einsichten gerichtetes Streben mich hat Wege einschlagen lassen, welche sich für diesen Zweck mehr eignen als die des Philosophen, welcher die Probleme, vom Standpunkte unseres Zweckes aus betrachtet, bald zu eng, bald auf lange Zeit hinaus zu weit gefasst hat. Und ich erkenne einen Nutzen schon darin, dass, während Lotze bezüglich der speciellen Erkenntniss der Entwicklungsvorgänge fast ganz resignirt, ich, wenn ich nicht irre, aus der grossen Anzahl auftauchender Probleme dasjenige einfachste derselben herausgehoben [**421**] habe, welches, mit den empirischen Mitteln unserer Zeit für sich lösbar, mit seiner Lösung zugleich entweder den Zugang zur Lösung vieler weiterer Probleme eröffnet oder wenigstens dieselben gegen einander abzugrenzen gestattet und so vielleicht der gesonderten Behandlung zugänglicher macht.

Es bedarf wohl keiner besonderen Begründung, dass trotz des Lichtes, welches durch die Decendenzlehre auf die jeweiligen geformten Resultate der Entwicklungsvorgänge in jeder Phase derselben gefallen ist, diese Vorgänge selber einer speciellen causalen Untersuchung bedürfen. Niemand wird den Nutzen der eventuellen Früchte darauf gerichteter Untersuchungen in Zweifel ziehen. Gehen diese doch darauf aus, uns diejenigen Kräfte und Wirkungsweisen

kennen zu lehren, denen wir die Entstehung und Erhaltung unserer eigenen Existenz verdanken und mit deren Erkenntniss auch unser ärztliches Handeln ein in viel höherem Maasse wissenschaftliches und daher erspriesslicheres werden wird.

Man wird nur bezweifeln können, ob gegenwärtig schon Resultate mit diesen Bemühungen zu erzielen sein werden; jetzt, wo bezüglich so fundamentaler Fragen, wie der formalen Bildung des mittleren Keimblattes noch die widerstreitendsten Ansichten vertreten werden; jetzt schon, da wir nicht nur nicht die Eigenschaften des Keimplasmas, sondern nicht einmal die wesentlichen Eigenschaften der organisirten Substanz überhaupt kennen.

Der letztere dieser Einwände wird dadurch vor der Hand beseitigt, dass es niederste *organische Wesen gibt, die keine individuelle Entwicklung durchmachen*, sondern, wenn sie eben durch Theilung selbständig geworden sind, schon die Grenze ihrer structurellen Ausbildung erreicht haben.

Daraus erkennen wir, dass *die individuelle „Entwicklung" nicht eine nothwendige Folge der Lebensprocesse an sich ist*, dass sie also *etwas zu diesem geheimnissvollen Grundstock des Lebens Hinzugekommenes ist*, welches daher vielleicht auch eine Strecke weit mit Erfolg verfolgt werden kann, ohne dass zuvor eine tiefere Einsicht in diese Grundlage selber gewonnen worden ist.

So bleiben uns zunächst die *Eigenschaften* unbekannt, denen das Keimplasma seine Entwicklungsfähigkeit verdankt, und die *Vorgänge* der Entwicklung selber. Diese aber, welche der descriptiven [**422**] Erforschung des normalen Bildungsgeschehens unzugänglich geblieben sind, sollen es gerade sein, welche durch unsere andersartige Inangriffnahme allmählich ihr Wesen zu enthüllen gezwungen werden.

Die *Methode dieser Forschungen* wird nicht eine technisch bestimmte, einheitliche sein können, wie z. B. die Methode der Färbung successiver Querschnitte oder der Reinculturen, welche gegenwärtig ganze Forschungsgebiete beherrschen; sondern es werden fast mit jeder neuen Aufgabe neue Methoden, zumeist experimentellen Charakters zu erfinden sein. *Die einzige universelle Methode unserer*

Forschungen kann, wie ich schon anderwärts ausgeführt habe [siehe unten Seite 23], nur das causale, also „analytische" Denken abgeben. Dieses aber muss nothwendig einer solchen Arbeit vorausgehen, wenn sie nicht auf Abwege führen und nach der Ausbeutung eines vielleicht zufällig gemachten Fundes stehen bleiben, sondern stetig weiter führen soll. Nachdem ich mich dieser analytischen Arbeit unterzogen habe, liegt eine gewisse Versuchung darin, die theoretischen Ergebnisse derselben schon jetzt mitzutheilen; und ich würde ihr vielleicht nachgeben, wenn ich nicht wüsste, dass der Mehrzahl der Fachgenossen weniger an der Erkenntniss selber, als blos an den mit ihrer Hilfe gewonnenen neuen concreten Kenntnissen gelegen ist. Daher werde ich mich begnügen, den Leser successive, mit den greifbaren Früchten zugleich, von den Ergebnissen der Analyse zu unterrichten (s. Nr. 28).

Diese letztere zeigte viele causale Fragen auf, welche der experimentellen Methode schon jetzt zugänglich sind. Fast alle aber führten im Weiterverfolgen zu einer und derselben grossen Vorfrage, zu einer Alternative, von welcher aus die causale Auffassung fast aller Bildungsvorgänge in zwei wesentlich verschiedene Bahnen gelenkt wird. Dies ist die Frage: Ist die Entwicklung des ganzen befruchteten Eies resp. einzelner Theile desselben „Selbstdifferenzirung" dieser Gebilde resp. Theile oder das Product von „Wechselwirkungen mit ihrer Umgebung"? Eventuell, welches ist der Antheil jeder dieser beiden Differenzirungsarten in jeder Entwicklungsphase des ganzen Eies und seiner einzelnen Theile?

[**423**] In der Beantwortung dieser Frage liegt meiner Einsicht nach der Schlüssel zur causalen Erkenntniss der embryonalen Entwicklung.

Diese Fragestellung wird vielleicht zunächst befremden, da es „Selbstdifferenzirung im Sinne der Aenderung des Bewegungszustandes eines einzelnen Körpers ohne äussere Einwirkung zufolge des Galilei'schen Beharrungsgesetzes nicht geben kann.

Wir verstehen daher das Wort **Selbstdifferenzirung**[1]) in einem besonderen, zweierlei Unterbedeutungen umfassenden Sinne. Einmal bedeutet es, dass die damit bezeichnete Veränderung einer Summe von materiellen Theilen in gegenseitiger Lage, in Bewegungszustand oder sonstiger Beschaffenheit entweder rein zufolge der dieser Summe eigenen Energie, also ohne Aufnahme äusserer Energie vor sich geht, oder zweitens, im Falle zu der Veränderung Aufnahme von Energie nöthig ist, dass die aufgenommene Energie nicht die specifische Natur der mit ihrer Hülfe vor sich gehenden Veränderung bestimmt. Somit bedeutet Selbstdifferenzirung eines „Systemes" von Theilen, dass entweder die Veränderung in ihrer Totalität, oder doch die „specifische Natur" der vor sich gehenden Veränderung durch die Energien des Systemes selber bestimmt wird.

Da jede Wirkung vom Einen auf ein Anderes immer eine Wechselwirkung ist, so wollen wir das Gegentheil der Selbstdifferenzirung, die Differenzirung durch äussere Einwirkung als correlative [oder **abhängige**] **Differenzirung**[2]) bezeichnen und unter ihr also verstehen die Veränderung „einer der Betrachtung unterworfenen Summe materieller Theile" durch Aufnahme oder Abgabe von Energie, sofern die specifische Natur der Veränderung durch diese zugeführte oder abgegebene Energie bestimmt wird, einerlei ob bei der Veränderung die eigene Energie des Systems mitwirkt oder nicht.

Die aufgestellte Distinction ist, wie man sieht, keine rein dynamische, da sie sich nicht wesentlich auf die Aufnahme oder Abgabe von Energie gründet, sondern bloss darauf ausgeht, den „Sitz" derjenigen Alterationsursachen eines in seiner Veränderung betrachteten „Systems" [**424**] zu bezeichnen, welche die specifische Natur dieser Veränderung bestimmen [s. Nr. 18 S. 482, Nr. 27 S. 281. Nr. 28 S. 617].

Diese Einschränkung wird sich in den Abhandlungen, welche auf den in obiger Fragestellung bezeichneten nächsten Zweck ge-

[1]) Differentiatio sui, s. Nr. 28 S. 664].

[2]) Differentiatio ex alio, s. Nr. 28 S. 664].

richtet sind, als praktisch nützlich erweisen. Die auf sie gegründeten Bezeichnungen werden aber auch dann noch brauchbar bleiben, wenn wir, nach Gewinnung der Hauptübersicht von diesem Standpunkte aus, die Probleme in ihrer physikalischen Totalität zu erfassen und die Uebertragungen und Transformationen von Energie bei jedem einzelnen Entwicklungsvorgange genau festzustellen streben, sofern ihnen dann nur die nöthigen weiteren Unterscheidungsmerkmale beigefügt werden. Wir werden dann eine vollkommene[1]) und eine unvollkommene Selbstdifferenzirung unterscheiden, letztere wieder in zwei Unterarten getrennt, je nachdem bei der Selbstdifferenz Energie aufgenommen oder abgegeben werden muss; die abhängige Differenzirung hat als Unterart noch die passive Differenzirung zu erhalten. [Genaueres siehe Nr. 28 S. 665.]

Bezüglich „bestimmter Theile" des Eies oder des Embryo können wir also fragen, ob ihre Entwicklung Selbstdifferenzirung oder abhängige Differenzirung ist.

Statt aber so die Gebiete von vornherein willkürlich räumlich zu umgrenzen und nach der inneren oder äusseren Lage ihrer Differenzirungsursachen zu forschen, können wir auch umgekehrt die Systeme ursächlich abgrenzen, derart, dass jedes System alle zu einem Differenzirungsvorgange beitragenden Ursachen umfasst; darnach fällt die obige Alternative aus und die Aufgabe wird: die Gewinnung der Topographie der zusammenwirkenden Differenzirungsursachen für jeden einzelnen Entwicklungsvorgang. Aus dem Vergleiche dieser Topographie der Ursachen mit der Topographie des von ihnen geschaffenen Diffenzirungsproductes würde dann die obige Alternative von selber ihre Lösung finden.

Jeder Forscher, der sich eingehend mit Entwicklungsmechanik befassen wird, wird finden, dass er bei der causalen Beurtheilung jedes sichtbaren Entwicklungsgeschehens immer wieder zunächst auf diese Frage stösst; und keine specielle Unter-

[[1]) Ganz vollkommene Selbstdifferenzirung eines Gebildes kann es, wie oben (S. 14) schon erwähnt, nicht geben; denn mindestens muss die Auslösung, der erste Anstoss, wie z. B. das Anzünden eines complicirten Feuerwerkes, von aussen kommen.]

suchung, welche wir auf diesem Gebiete vornehmen können, kann uns wirklichen [**425**] causalen Aufschluss geben, wenn sie nicht wenigstens bis zur Lösung dieser Frage in Bezug auf den untersuchten Vorgang fortgeführt worden ist. Wenn aber im Laufe der nächsten Jahre durch Lösung einer grösseren Anzahl derartiger Einzelfragen der Wirkungsumfang jeder dieser beiden Principien annähernd festgestellt ist, dann werden wir schon tief eingedrungen sein in den jetzt noch geschlossen vor uns liegenden Complex unbekannter, eng untereinander verketteter Probleme.

Die Frage, ob die Entwicklung des befruchteten Eies, im Ganzen betrachtet, Selbstdifferenzirung ist, oder ob zum normalen Ablaufe der Entwicklung directe differenzirende Einwirkungen von der Aussenwelt nöthig sind, ist durch den bereits publicirten Beitrag II [Nr. 19] bezüglich der formalen Entwicklung des Froscheies im Sinne der Selbstdifferenzirung entschieden. Denn es zeigte sich, dass keine der regelmässig vorhandenen Kraftformen, weder die Schwere, noch der Erdmagnetismus, noch Licht- und Wärmestrahlen, in constanten oder vielleicht in bestimmter Weise wechselnden Richtungen für den normalen Ablauf der Entwicklung nothwendig sind[1]; Kräfte aber, welche in beliebig wechselnden oder vom Zufall abhängigen Richtungen auf ein Gebilde wirken, können nicht im Stande sein, eine bestimmte „typische" Gestaltung an ihm „hervorzubringen." Ist so erkannt, dass die typische for-

[1]) Dieses Resultat wurde durch langsame Umdrehung der Eier in einer verticalen Ebene während der ersten Tage der Entwicklung gewonnen. E. Pflüger hat es in seiner jüngsten Publication (Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 34) für angemessen gehalten, diese Widerlegung seiner Auffassung von der nothwendigen gestaltenden Wirkung der Schwerkraft für die normale Entwicklung unerwähnt zu lassen und sich dagegen zur Stütze dieser Auffassung auf A. Rauber zu berufen, welcher gleichfalls Eier hat rotiren lassen. Rauber hat aber erstens die Eier in einer wagrechten Ebene rotiren lassen, so dass die Schwerkraft gar nicht in jedem Momente in anderer Richtung auf das Ei wirkte; zweitens hat er die Scheibe sich stets so schnell drehen lassen, dass die Centrifugalkraft auf die Eier einstellend wirkte und also selbst, wenn er, wie er irrthümlicherweise angibt, die richtende Wirkung der Schwerkraft auf diese Weise ganz hätte aufheben können, doch eine andere Kraft constant richtend auf das Ei wirkte. Somit lassen Rauber's Versuche gar keinen Schluss über die Entwicklung bei Aufhebung jeder richtenden äusseren Einwirkung zu; während die meinigen direct beweisen, dass bei Aufhebung jeder richtenden äusseren Einwirkung die Entwicklung normal vor sich gehen kann.

male [**426**] Entwicklung des Eies im Ganzen als Selbstdifferenzirung zu bezeichnen ist, so folgt aber noch nicht daraus, dass Licht und Wärme nicht vielleicht als Vorbedingungen der Entwicklung überhaupt unerlässlich nöthig sein könnten, oder dass nicht die Schwerkraft einen formalen Einfluss auf die Entwicklung auszuüben vermöchte. Vielmehr sprechen bekanntlich die Thatsachen dafür, dass die Wärme diejenige Energie ist, deren Zufuhr den Eiern mancher Thiere wie den Samen der Pflanzen erst die Gelegenheit gibt, ihre innern Ungleichheiten in Wachsthum und qualitativer Veränderung zu bethätigen, ähnlich wie leise Erschütterungen der mit Feilspänen bestreuten Glasplatte erst dem darunter gehaltenen Magnete Gelegenheit verschafften, die Eisentheilchen längs der Kraftlinien zu ordnen. Und ebenso lassen Froscheier, welche entgegen der umkehrenden Tendenz der Schwerkraft durch Zwangslage mit dem weissen Pole nach oben erhalten werden, häufig Missbildungen hervorgehen.

Die Erkenntniss, dass die typische formale Entwicklung des Froscheies im Ganzen als Selbstdifferenzirung aufzufassen ist, gibt unserer zunächst vorzugsweise auf das Morphologische der Entwicklung gerichteten Untersuchung eine sehr angenehme Umgrenzung dadurch, dass wir die „typisch" gestaltenden Kräfte bloss im befruchteten Ei selber zu suchen haben. [Eine Einschränkung siehe Nr. 22, S. 114.]

Nach Gewinnung dieser Einsicht ist nun weiterhin die Frage zu behandeln, ob, eventuell wie weit einzelne „Theile" des ungefurchten und gefurchten Eies, der Blastula, Gastrula etc. sich gleichfalls aus sich selber zu differenziren vermögen, oder ob ihre Entwicklung nur unter differenzirenden Correlationen vieler oder aller Theile vor sich gehen kann. In der Behandlung dieser Aufgabe werden sich meine nächsten bezüglichen Untersuchungen mit Ansichten und Bestrebungen von PANDER [1]), HIS [2]), KÖL-

[1]) CHR. H. PANDER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Ei. Würzburg 1817 S. 40 und Isis 1818 S. 524.

[2]) W. HIS, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung 1874.

LIKER[1]), PANUM[2]) u. A. [**427**] begegnen; und die experimentelle Methode wird Fragen zu einer Entscheidung bringen, welche mit der descriptiven Methode vergeblich gesucht worden ist.

Der Ausfall der Antwort über unsere Alternative wird für die Auffassung mehrerer fundamentaler Fragen von bestimmender Bedeutung sein.

Es erhellt zunächst, dass, wenn viele Theile des Eies sich rein aus den eigenen, in ihnen liegenden Kräften differenziren, und auf diese Weise die spätere grosse Mannigfaltigkeit entsteht, dass alsdann das Ei schon von vornherein aus vielen verschiedenen Theilen zusammengesetzt sein muss, dass die Entwicklung also wesentlich Metamorphose von Mannigfaltigkeit, Evolution in unserem Sinne ist trotz der formalen Epigenesis C. F. WOLFF's; ferner dass bei der Furchung, welche das Material nicht bloss zerkleinert, sondern wesentlich zugleich auch in gewissem Masse fest localisirt, diese differenten Materialien zugleich in einer der späteren Entwicklung entsprechenden Weise geordnet werden müssen, was nur durch bestimmte qualitative Sonderung bei der Zelltheilung in der nach einem typischen Schema verlaufenden Furchung möglich erscheint. Damit werden die causalen Bedingungen der Entwicklung vorzugsweise in das Moleculargeschehen verlegt und entziehen sich vorderhand grossentheils unserer weiteren Erforschung. Das ganze gefurchte Ei ist alsdann vielleicht bloss die Summe dieser selbständigen Theile, und es findet während der Periode dieser selbständigen Differenzirung der Theile kein einheitliches Zusammenwirken zu einem Ganzen statt; daher kann auch das Ganze keinen regulirenden, gestaltenden Einfluss auf die Theile ausüben. W. HIS' Princip der „organbildenden Keimbezirke" erhält dann neben seiner descriptiven zugleich auch eine einfache causale Bedeutung und lässt sich in dieser Bedeutung zurück bis auf das eben befruchtete, zum Theil auch noch auf das

1) A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere 1879 2. Aufl. S. 349 u. f.

2) P. L. PANUM, Beiträge zur Kenntniss der physiologischen Bedeutung der angeborenen Missbildungen. VIRCH. Arch. 1878 Bd. 72.

unbefruchtete Ei ausdehnen. Die Doppelbildungen müssen zur Zeit der ersten Furchen schon angelegt werden.

Wenn dagegen die Entwicklung wesentlich durch Wechselwirkung vieler oder aller Theile vor sich geht, so braucht umgekehrt das befruchtete Ei nur aus wenigen verschiedenen Theilen [**428**] zu bestehen, welche durch wechselndes Zusammenwirken nach und nach grosse Complicationen schaffen. Die Entwicklung ist dann wesentlich Production von Mannigfaltigkeit, Epigenesis in unserem Sinne. Es findet ein wechselseitiges Zusammenwirken der Theile zu einem Ganzen statt, wobei ein regulirender Einfluss von dem Ganzen auf die Theile rückwärts ausgeübt werden kann; und uns ist in der Feststellung dieser Correlationen ein reiches Feld mit den Mitteln der Zeit in angriffnehmbarer Forschung gegeben. His' Princip der organbildenden Keimbezirke hat dagegen dann nur insofern eine causale Bedeutung, als es die Orte der Resultantenbildung mannigfacher Wechselwirkungen bezeichnet und es ist von nur untergeordnetem Werthe, diese Orte schon vor der Zeit des Eintrittes dieser Wirkungen auf das noch indifferente Keimmaterial des ungetheilten oder unbefruchteten Eies zurück zu projiciren. Die Doppelbildungen können alsdann vielleicht noch zu einer Zeit angelegt werden, in welcher durch Correlation die Differenzirung der Achsenorgane stattfindet.

Desgleichen wird unsere Auffassung von dem speciellen Wesen der Befruchtung und von der Art der Antheilnahme des Samens und des Eies an der Bildung des Embryo, sowie rückwärts folgernd auch die Auffassung des speciellen Mechanismus der Vererbung von dem Ausfall der Antwort auf diese Frage bestimmt werden; und wir können über diese Probleme wohl überhaupt nur von diesem Punkte aus allmählich eine gewisse Sicherheit erlangen.

Schliesslich aber können Selbstdifferenzirung und abhängige Differenzirung der Theile und damit Evolution und Epigenesis sich wie im organischen Geschehen in mannigfachem Zusammenwirken combiniren, [eine Art des Geschehens, welche ich als **„gemischte Differenzirung“**, differentiatio

mixta bezeichnen will. s. Nr. 28 S. 665)]; und es wird dann unsere Aufgabe sein, bei der Deutung unserer Beobachtungen doppelte Vorsicht und doppelten Scharfsinn aufzuweisen, um die Antheile jedes beider Principien richtig von einander zu sondern.

Möge mir in dem Streben nach dieser und weiterer Erkenntniss ein langes fruchtbringendes Wirken vergönnt sein.

[Dieser Einleitung seien einige in gewisser Hinsicht ergänzende Worte angeschlossen, die ich einem früheren Referat (Breslauer ärztliche Zeitschrift, 1883, Nr. 15, Seite 164 u. f.) über das bedeutende Werk WILH. MÜLLER's: Die Massenverhältnisse des menschlichen Herzens (Hamburg 1883) vorausgeschickt habe:

„Es ist eine gegenwärtig unter den Aerzten verbreitete und nicht selten geäusserte Auffassung, dass die menschliche Anatomie eine im Wesentlichen fertige Wissenschaft sei, welche auch bereits in dem Lehrbuche von HENLE ihre codificirende Darstellung gefunden habe. Danach bestehe die Aufgabe des anatomischen Lehrers zur Zeit und in Zukunft wesentlich bloss noch darin, diesen Codex sorgfältig zu memoriren und den Zuhörern zu reproduciren; und mit dem Aufhören der Erwerbung und Verbreitung eigener wissenschaftlicher Ansichten komme dem Lehrer der menschlichen Anatomie nur mehr noch die Rolle eines Schullehrers zu. Weitere wissenschaftliche Bereicherungen seien ausser auf dem Gebiete der Structur des Central-Nervensystems nur in sehr geringem und vorwiegend von der Vervollkommnung der mikroskopischen Technik abhängigem Maasse möglich, und der Anatom müsste, um überhaupt forschend thätig zu sein, sich nothwendig den Thieren zuwenden.

Die Vertreter dieser sicher nicht von tiefster Einsicht zeugenden Auffassung wird es befremden, wenn ich ihnen entgegen die Behauptung ausspreche: Die menschliche Anatomie ist gegenwärtig gerade so weit gefördert, um ihrem Vertreter zu gestatten, gestützt auf das vorliegende reiche descriptive Kenntnissmaterial dieser am besten gekannten Species, von höheren Gesichtspunkten aus die Untersuchung des Menschen mit Aussicht auf eine reiche

Ernte noch einmal von Grund aus beginnen zu können. Nach annähernder Erschöpfung der rein descriptiven Methode, ferner des bisher nur innerhalb eines beschränkten Aussichtskreises verwertheten physiologischen Gesichtspunktes und nach einem Ueberblick vom vergleichenden Standpunkte aus sind wir wohl genügend mit Vorkenntnissen ausgerüstet, um mit einiger Aussicht auf Erfolg nach dem alle anderen überschauenden causalen Gesichtspunkte emporzustreben, von welchem aus nicht bloss mannigfache neue Thatsachen zu erkennen sein werden, welche von den anderen Gesichtspunkten aus nicht wahrnehmbar waren, sondern von welchem aus auch noch ein Einblick in das wirkliche morphogenetische Geschehen an sich, in das Zusammenwirken der die normalen Formen gestaltenden Kräfte gewonnen werden kann. Mit solcher Kenntniss der Causalzusammenhänge werden wir von der „Kenntniss" des Thatsächlichen zur „Erkenntniss" desselben fortschreiten und dadurch nicht nur unserem Intellecte eine höhere Befriedigung gewähren und dem Lernenden die Arbeit interessanter und leichter machen; sondern der Anatom wird zugleich in den Stand gesetzt werden, auch der Pathologie manche neue Anregung zu geben und manchen tieferen Einblick in das Wesen der pathologischen Vorgänge zu gestatten, welcher für das ärztliche Handeln und für den Erfolg desselben bestimmend sein wird.

Schon sind in dem letzten Decennium einige Früchte dieser neuen Untersuchungsweise zu verzeichnen gewesen. Die Ausübung dieser causalen Forschung ist keineswegs an eine Vervollkommnung der technischen Methodik gebunden. Im Gegentheil, manche der älteren Methoden wird dabei wieder zu Ehren kommen, und die gegenwärtig das allgemeine Interesse beherrschende Farbenschale in Verbindung mit dem Microtom sinken zu Hilfsmitteln neben vielen anderen herab; sie stehen gleichwerthig neben Pincette und Scallpell, neben Scheere und Schraubstock, neben Waage und Maassstab, und zu diesen werden sich noch Volumenometer und Aräometer, Goniometer und Planimeter, Glühtiegel und Bürette und andere Instrumente aus den Laboratorien des Physikers und Chemikers zu gesellen haben. Die Universalmethode des causalen Anatomen wird ebenso-

wenig die Anwendung des Messers wie des Farbstoffes oder des Maasses, sondern einzig die Geistesanatomie, das analytische, causale Denken sein.

Die formbildenden Ursachen des Organismus sind uns zur Zeit noch grösstentheils unbekannt. Zu den im Principe bereits am längsten bekannten formbildenden Ursachen gehört die Function, die Vollziehung der Function. So alt aber hier die Kenntniss der Thatsache im Allgemeinen ist, so verhältnissmässig gering ist die Kenntniss der speciellen Thatsachen und so neu ist die Kenntniss der Art, wie ihre zweckmässig gestaltenden Wirkungen sich vollziehen. Unsere speciellen Kenntnisse dieser „gestaltenden Wirkung der Function" oder der functionellen Anpassung strebt die obenstehend mit ihrem Titel bezeichnete Arbeit zu vermehren; und ich hoffe durch Skizzirung der reichen Resultate derselben den Leser zu überzeugen, dass in der That die Anatomie auch unsere „Kenntnisse" noch wesentlich bereichern kann, selbst schon bei weitergehender resp. causaler Anwendung des an sich nicht neuen functionellen Gesichtspunktes, und dass demnach die Anfangs citirte Ansicht von dem Fertigsein der menschlichen Anatomie nicht die Präsumtion der Richtigkeit erheben darf.

Das Thema der vorliegenden Arbeit ist eines der häufigst bearbeiteten; und kaum wohl hätte man erwartet, durch eine erneute Untersuchung viel Neues zu erfahren. Da ausser dem Sujet auch die technische Methode der Untersuchung nicht von den früher verwandten Methoden abweicht, so muss die Gewinnung der neuen Resultate von dem, was der Autor von sich aus hinzu thun kann, abhängig gewesen sein. Dies ist in der That der Fall. Unermüdlicher, jahrelang auf dasselbe Thema verwandter Fleiss, kritische Schärfe in der Wahl und Verwerthung des Materials sowie in der Erörterung der Ergebnisse, besonders aber eine dem Beginne der Arbeit vorausgehende, bis in die letzten bekannten Componenten fortgesetzte Analyse sind die Factoren, welchen wir die Bereicherung unseres Wissens durch die vorliegende Arbeit zu danken haben."]

Nr. **14.**

Die Entwicklungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft.

1889.

Festrede

gehalten in Anwesenheit Seiner Excellenz des Herrn Unterrichtsministers

Dr. Gautsch von Frankenthurn

zur Feier der Eröffnung

des

neuen k. k. anatomischen Institutes zu Innsbruck

am 12. November 1889.

Inhalt.

Seite

Bisherige Richtungen der Anatomie s. Morphologie 26

1. beschreibende . 26
2. physiologische . 26
3. entwickelungsgeschichtliche 26
4. vergleichende . 27

Die ursächliche Richtung oder Entwicklungsmechanik der Organismen . . 27

Methoden derselben . 29

1. descriptive . 30
2. vergleichende . 30
3. Benutzung der Varietäten 31
4. experimentelle . 32

Analytisches Experiment 32

Causale Analyse der Leistungen:

1. der Zellen . 33

physikalische Erklärungen 33

Nachahmung der Copulation der Geschlechtskerne . 34

2. der höheren Organismen 35

Seite
Formale Analyse . 37
Ermittelung des Ortes, der Zeit der Ursachen 37
Ermittelung „beständiger Wirkungsweisen" 39
Ursache der „Einheitlichkeit" des Organismus 40
Morphologische Selbstregulation: Regeneration, Postgeneration . 41
Compensatorische Hypertrophie nicht fungirender Organe 43
Nutzen der Pathologie für die causale Morphologie 44
Nutzen der causalen Morphologie der Organismen 47
z. B. für die Orthopädie 48
für die bisherigen Richtungen der Anatomie 51

Euere Excellenz!

Hochansehnliche Festversammlung!

Da mir durch Euere Excellenz der ehrenvolle Auftrag geworden ist, dieses neue anatomische Institut zu leiten und heute vor einer so erlesenen Versammlung zu eröffnen, so sei es mir gestattet, dies mit der Besprechung einer Wissenschaft zu thun, welche neben und mit dem Unterrichte in diesem Baue gepflegt werden soll, da ich entschlossen bin, meine schwache Kraft ihrer Förderung zu widmen.

Freilich ist diese Wissenschaft, von der ich sprechen werde, in keinem Stücke diesem in Anlage und Ausführung gleich vollendeten Baue zu vergleichen; denn sie ist nicht nur nicht vollendet oder der Vollendung nahe, sondern es fehlt zu ihr überhaupt noch der Bauplan; und was wir von ihr zur Zeit haben, ist nicht viel mehr als eine Anzahl regellos gelagerter, zum Theil behauener, zum Theil auch noch unbehauener Steine. Nur wenige der bisherigen Bauarbeiter haben mehrere Steine zu diesem Baue geliefert, und noch wenigere sich bemüht, sie in zu einander passender Weise zu ordnen. Aber der grösste unter uns in Vergangenheit, Gegenwart und weiter Zukunft, Carl Ernst v. Baer, hat ihr bereits das Ziel vorbestimmt, und dadurch zugleich Directiven über die Fundirung und Anlage des Baues gegeben.

Sie erkennen daraus, dass es eine Wissenschaft der Zukunft ist, von der ich zu sprechen beabsichtige; diese Wissenschaft ist die Entwicklungsmechanik der Organismen.

Die Anatomie, als die Lehre von den *Gestaltungen* der Organismen, wird gegenwärtig in vier verschiedenen Weisen behandelt, die nach und nach aufgetreten sind.

Schon im Alterthum suchte man die Theile, welche den menschlichen, resp. thierischen Organismus zusammensetzen, in ihrer Beschaffenheit kennen zu lernen. Solches Streben führte [4] zur *beschreibenden Richtung* in der Anatomie. Diese Richtung lehrt uns auf dem Wege einfacher Formbeschreibung die Gestaltverhältnisse aller Organe des Organismus, zeigt uns die Structurverhältnisse derselben und den Aufbau des ganzen Organismus aus den einzelnen Organen. Der Umfang des Stoffes dieser Disciplin ist zur Zeit bereits ein ausserordentlich grosser, kaum mehr von einem einzigen Menschen zu bewältigender; trotzdem ist sie selbst noch lange nicht ihrer Vollendung nahe.

Der Trieb des Menschen, den Zweck, resp. den Nutzen jeder Naturbildung zu erkennen, führte in seiner Anwendung auf den Organismus schon früh zu der Frage nach dem *Nutzen* jedes Organes und später des Weiteren nach dem Nutzen jedes Formverhältnisses der Organe; und diese letztere Frage in ihrer steten Wiederholung und Beantwortung führte zur Ausbildung der sogenannten *physiologischen Richtung* der Anatomie. Sie schliesst sich an die Physiologie, an die Lehre von den Verrichtungen der Organe an; und sie war es, die zuerst und in hohem Masse das Material der beschreibenden Richtung belebte.

Diese beiden ältesten Richtungen der anatomischen Wissenschaft waren bis in das vorige Jahrhundert die vorzugsweise gepflegten; und doch blieb auf dieser Stufe der Kenntniss eine Frage, die frühzeitig jedem denkenden Menschen sich darstellt, unbeantwortet: die Frage nach der *Entstehungsweise* dieses so complicirt und zweckmässig gebauten Organismus.

Unser Jahrhundert hat mit grossem Fleisse das früher in dieser Beziehung Vernachlässigte nachgeholt, und es ist gegenwärtig für uns ein hoher intellectueller Genuss, zu sehen, wie z. B. ein so äusserst verwickelt gebautes Gebilde, wie das menschliche Gehirn, sich nach und nach aus einer ganz *einfachen* Anlage von zuerst

drei, dann fünf mit einander communicirenden Blasen hervorbildet; und die Schwierigkeit, eine Uebersicht über den schliesslichen Formenreichthum zu gewinnen, ist durch die Kenntniss der *Entwicklungsgeschichte* ausserordentlich erleichtert.

Endlich hat dieses Jahrhundert noch eine Richtung in hohem Maasse weitergebildet, die *vergleichend anatomische*, welche die bezüglichen Bildungen bei den Thieren aufsucht und neuerdings unter der Annahme einer genetischen Beziehung manches Licht auf die Formverhältnisse der höherer Organismen, ganz besonders auf die bei diesen vorhandenen rudimentären, nicht mehr fungirenden Organe wirft.

Wenn wir uns nun in Gedanken in eine zukünftige Zeit versetzen, in der diese vier zünftigen Richtungen am Ziele [**5**] der Vollendung angelangt sein werden, also in eine Zeit, in der alle typischen Theile und Structurverhältnisse des Menschen bis zum kleinsten, mit den vervollkommnetsten optischen Hilfsmitteln wahrnehmbaren Gebilde und ihre normalen Variationen fehlerlos beschrieben wären, in der wir z. B. alle typisch gelagerten Ganglienzellen und Nervenbahnen des Gehirns und Rückenmarkes genau kennten, in der wir ferner den speciellen Nutzen jedes dieser zahllosen Formgebilde erkannt und auch die Entstehungsweise dieser fast unendlichen Mannigfaltigkeit von Einzelbildungen erforscht hätten, und in der auch die vergleichende Methode ihr Material vollkommen erschöpft hat: Würde sich dann unser Wissenstrieb bezüglich der organischen Formenbildungen befriedigt fühlen? Wäre die aus diesen vier Richtungen gebildete *Morphologie der Organismen* dann etwas Vollendetes?

Es könnte so scheinen! Und wohl werden viele gegenwärtige Forscher diese Ansicht vertreten.

Doch ich muss sagen: „Nein.“ Denn noch fehlt uns ein grosser Theil, um nicht zu sagen der beste Theil des zur vollen Erkenntniss nöthigen Wissens, es fehlt die Kenntniss der *directen Ursachen des Entstehens* dieser Gebilde.

Das jedem Menschen, wenn auch den Einzelnen in sehr verschiedenem Masse angeborene Causalitätsbedürfniss wird durch die vergleichende Anatomie nur zum Theil befriedigt.

Soweit auch die theoretischen Grundlagen dieser Wissenschaft richtig sind, so werden wir durch sie besten Falles doch blos erfahren, welcher Vorgeschichte das Ei und der Samenkörper ihre gestaltenden Eigenschaften verdanken; aber diese selbst bleiben uns in ihrer Beschaffenheit und in ihren Wirkungsweisen vollkommen unbekannt.

Wir wissen sodann noch nicht, welche Kräfte im befruchteten Ei vorhanden sind, und in welcher Anordnung sie sich befinden, dass sie es vermögen, die Entwicklung des Individuums einzuleiten; wir wissen nicht, welche Kraftcombinationen im weiteren Verlaufe die Entwicklung bewirken; kurz, wir wissen nicht, warum aus dem einfach geformten Ei ein hoch complicirter, typisch gebauter Organismus hervorgeht, und warum der auf diese Weise ausgebildete Organismus trotz stetigen Wechsels des Stoffes lange Zeit sich relativ unverändert zu erhalten vermag.

Erst wenn wir auch diese Fragen richtig beantwortet hätten, wenn wir zu den Thatsachen der vier erstgenannten Richtungen also noch die Kenntniss hinzugefügt hätten, welchen Kräften und welchen Wirkungsweisen dieser Kräfte jedes Stadium der Entwicklung des Individuums und schliesslich jedes einzelne Organ in Gestalt, Structur, Qualität, Lage und [**6**] Verbindung seine Entstehung und weiterhin seine Erhaltung verdankt, dann würden wir am Ziele unserer bezüglichen Erkenntniss sein und sagen können: Die Morphologie in unserem Sinne ist fertig, die vollkommene Kenntniss und Erkenntniss der normalen Formenbildung der Organismen ist erreicht.

Aber Jeder, der die causalen Wissenschaften kennt, weiss, dass sie nie das Stadium der Vollendung erreichen, da jede neue Kenntniss von Ursachen neue Fragen nach den Ursachen dieser Ursachen gebiert. Und auch wenn wir von den letzten Ursachen ganz absehen, so ist es doch fraglich, ob wir das von Carl Ernst v. Baer gesteckte Ziel: „Die bildenden Kräfte des thierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensrichtungen des Weltganzen zurückzuführen“ [1]), je

1) Carl Ernst v. Baer, Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Theil I, 1828, p. 22.

erreichen werden, vorausgesetzt, dass die zu Grunde liegende Auffassung überhaupt vollkommen richtig ist.

Doch nicht der Besitz der vollen Erkenntniss, sondern das erfolgreiche stetige Streben nach Erkenntniss ist es, was uns Befriedigung gewährt.

Diejenige Wissenschaft, welche uns diese ursächliche Erkenntniss der organischen Gestaltung mehr und mehr gewähren soll, verdient den Namen: Entwicklungsmechanik der Organismen und nach dem Principe: a potiori fit denominatio, darf diese Bezeichnung auch auf die Erhaltungsmechanik des bereits Gebildeten, als auf einen gleichsam statischen Fall der ersteren ausgedehnt werden.

Auf welchem Wege aber sollen die Aufgaben dieser Wissenschaft gelöst, ja nur mit Aussicht auf Erfolg in Angriff genommen werden? Wissen wir doch, dass jede Entwicklungsstufe des Organismus aus hundert- oder tausendfachen gleichzeitigen Wirkungen sich zusammensetzt, und dass das primäre Geschehen dabei immer ein moleculares, also ein innerhalb unsichtbar kleiner Theile sich vollziehendes ist; dass die für uns sichtbaren Vorgänge erst aus zahllosen solchen Einzelvorgängen sich integriren.

Wenn wir die Entstehung eines künstlichen Gebildes, z. B. eines Gebäudes, beobachten, so schliessen wir aus den beobachteten Vorgängen sofort auf die Ursachen des Geschehens; wir sehen die Steine fortgetragen und zurechtgelegt durch die Arbeiter, diese erkennen wir als in ihrem Thun geleitet durch die Anordnungen des Maurermeisters und dieser handelt nach den Befehlen und dem Plane des Baumeisters.

[7] Aber wie sollen wir im sich entwickelnden Organismus die ursächlichen Verhältnisse erkennen, wo jeder mikroskopisch kleine Baustein zugleich Bauarbeiter und innerhalb eines gewissen Bereiches wahrscheinlich auch Bauleiter ist?

(*) Die Ursachen der organischen Gestaltungen sind uns gegenwärtig weit weniger bekannt, als die Ursachen der Bewegung der

*) Die in Parenthese gesetzten Theile wurden wegen Zeitmangels nicht gesprochen.

Himmelskörper der Menschheit vor Newton. Und der zukünftige Newton der Bewegungen der den Organismus aufbauenden Theile wird wohl nicht in der glücklichen Lage sein, diese Bewegungen blos auf drei Gesetze und zwei Componenten zurückführen zu können. Und trotz unserer organischen Chemie sind wir über die lebensthätigen Immediatbestandtheile und ihre Eigenschaften nicht mehr orientirt, als die Alchymisten über die anorganischen Körper und deren Eigenschaften.

Auf welchem Wege sollen wir nun die Kenntniss der Ursachen der Entwicklungsvorgänge gewinnen?

Zunächst wurde auch zur Lösung dieser Aufgabe der Weg der einfachen, aber möglichst genauen Beobachtung des normalen Geschehens eingeschlagen, und mit Hilfe des inductiven und deductiven Schliessens wurde aus dem Beobachteten mancher ursächliche Zusammenhang abgeleitet. Balfour, Ed. v. Beneden, von Ebner, Waldeyer, Weismann, Rauber, Kleinenberg, Strasser, Al. Götte, G. Schwalbe u. A., vor Allen aber Wilh. His haben sich dieser Methode mit Erfolg bedient; und letzterem Autor verdanken wir eine ganze Reihe wichtiger ursächlicher Ableitungen. Doch ist nicht zu verkennen, dass die Anwendbarkeit dieser Methode für ursächliche Ableitungen eine sehr beschränkte ist, und dass die auf diese Weise gewonnenen Schlüsse vielfach nicht die für so fundamentale Fragen wünschenswerthe Sicherheit darbieten. Es gibt in jedem einzelnen Falle eine ganze Reihe von Möglichkeiten, und oft keine sicheren Argumente für die Auswahl blos einer einzigen von diesen; denn das dabei verwendete Argument, dass das Einfachste auch das Wahrscheinlichste sei, lässt uns hier oft im Stich, schon deshalb, weil wir die organischen Gestaltungsprincipien vielfach nicht genügend kennen, um zu verstehen, was für sie das Einfachste sei (s. Nr. 18, S. 506—515).

[**8**] Und selbst die Benützung der „vergleichenden" Betrachtung von Verschiedenheiten der normalen Entwicklung bei einander nahestehenden Thierclassen vermag uns, meiner Meinung nach, nicht vollkommene Sicherheit über die Ursachen dieser Verschiedenheiten zu geben, auch wenn bei „Varia-

tionen" eines Factors ein anderer Factor wiederholt in derselben Weise geändert sich zeigt. So schien selbst einer der besten der mit dieser Methode abgeleiteten Schlüsse noch zweifelhaft, nämlich die Deutung BALFOUR's[1]), dass die blos partielle Theilung (Furchung) der nahrungsdotterreichen Eier verschiedener Wirbelthiere: der Haifische, Knochenfische und Vögel in der Art durch die grosse Menge des aufgespeicherten Dotters bedingt sei, dass der Bildungsdotter und damit die theilenden Kräfte für diese Menge quantitativ zu gering seien. Denn im normalen gegenwärtigen Geschehen ist Alles durch Jahrmillionen lange Verbesserung so eingerichtet, dass es vollkommen dem Bedürfniss genügt; und wenn ein Bedürfniss zur Durchtheilung vorhanden gewesen wäre, würden sicher auch die Kräfte dazu nicht fehlen.

Man könnte umgekehrt die Vermuthung hegen, die anfängliche Furchung blos eines Theiles des Dotters sei direct functionell bedingt, indem eine weitere Zerlegung zunächst nicht nöthig, vielleicht sogar störend für den Ablauf der ersten Entwicklungsvorgänge wäre.

Sicherer führt uns schon die ursächliche Deutung des Zusammenhanges stets zusammen vorkommender „Varietäten" der Entwicklung des Individuums. Wenn z. B., wie bereits in mehreren Fällen sich gezeigt hat, beim Fehlen des langen Kopfes des Musculus biceps brachii stets auch der Sulcus intertubercularis, in welchem die Sehne dieses Kopfes normaler Weise liegt, fehlt, so werden wir mit Sicherheit auf eine ursächliche Beziehung zwischen beiden Bildungen schliessen dürfen; und schon unsere heutige geringe entwicklungsmechanische Einsicht lässt uns des Weiteren folgern, dass nicht die Sehne fehlt, weil ihre Verlaufsfurche nicht angelegt ist, sondern dass der Causalnexus der umgekehrte sein muss.

Durch die Verwerthung solcher Vorkommnisse hat auch die vorstehend erwähnte Deutung BALFOUR's ein höheres Maass von Wahrscheinlichkeit gewonnen; indem ich nämlich, allerdings erst in einigen Fällen, beobachtete, dass beim Froschei, welches normaler Weise der totalen Furchung unterliegt, im Falle abnorm grosser Einlagerung

[1]) FRANCIS M. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von B. VETTER 1880. Bd. I, p. 98 und 104.

von Nahrungs- [**9**] dotter, an Rieseneiern vom Achtfachen des normalen Volumens zunächst blos theilweise Zerlegung (partielle Furchung) eintrat.

Doch der Hauptweg, der uns zu sicherer Erkenntniss der Ursachen führt, ist der des Experimentes, dieses grossen Hilfsmittels des Menschen, mit dem er die Natur zwingt, auf seine Fragen Antwort zu geben, und dem er die riesenhaften Fortschritte in der Erkenntniss der Natur und in der Dienstbarmachung ihrer Kräfte verdankt.

Aber das Experimentiren an sich gibt noch nicht die Gewähr, dass wir dadurch vorwärts schreiten in der Erkenntniss, ebensowenig als die zahllosen, Jahrhunderte lang fortgesetzten Experimente der Alchemisten uns in der Erkenntniss der Natür wesentlich gefördert haben. Der rasche Fortschritt der Chemie seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts, ebenso wie schon vorher derjenige der Physik beruhten auf einer besonderen Art des Experimentes, auf dem analytischen Experimente; und um dieses anstellen zu können, muss ihm das analytische Denken vorausgegangen sein.

Bei der somit für die Lösung unserer Aufgabe nöthigen Analyse werden wir einmal an die bereits vorliegenden analytischen Ergebnisse der Biologie anknüpfen müssen, vor Allem an die morphologisch-physiologische Zerlegung der Organismen in Zellen und deren Hauptbestandtheile: als Zellleib, Zellkern und eventuell Centrosoma.

Wir wissen jetzt, dass unser individuelles Leben als Ganzes sich, ähnlich dem Leben eines Staates, zusammengesetzt aus dem Leben vieler, nach Hensen etwa 30 Billionen[1]) einzelner, selbstlebender Individuen, der sogenannten Zellen; wobei jedoch im Organismus die Staatsbürger zumeist nicht das Recht der Freizügigkeit geniessen, sondern grösstentheils an die Scholle, d. h. zwischen ihre Nachbarschaft gebannt sind.

Indem die causale Forschung an die Leistungen dieser uns zusammensetzenden Elementarorganismen anknüpft, können zwei verschiedene Wege eingeschlagen werden.

1) Victor Hensen, Die Naturwissenschaft im Universitätsverband. Kiel 1887, p. 6.

Einmal können wir die allgemeinen gestaltenden Eigenschaften, also Leistungen der einzelnen Zelle zu erklären, also auf bereits bekannte Kraftformen und deren Wirkungsweisen zurückzuführen suchen. Damit ist bereits begonnen worden; sowohl bezüglich der Zellen innerhalb höherer, besonders pflanzlicher Organismen, wie auch an niederen, blos aus einer einzigen Zelle bestehenden Lebewesen.

[**10**] Bezüglich der Erklärung gestaltender Vorgänge an niedersten Lebewesen haben wir z. B. den Untersuchungen Berthold's, Errera's und neuerdings O. Bütschli's sowie des Physikers G. Quincke wichtige Fortschritte zu verdanken. Letztere zeigten, dass die gewöhnlich für automatisch gehaltenen Bewegungen einzelner, frei lebender Zellen ausserordentlich ähnlich sind den Bewegungen, die man an Flüssigkeitstropfen unter Umständen beobachten kann, wie sie auch an diesen Lebewesen wohl als vorhanden annehmbar sind; und es gelang ihnen, auf Grund der Experimente eine Theorie für diese Art der mannigfachen Bewegungserscheinungen aufzustellen[1]).

Solche Bestrebungen sind ausserordentlich lehrreich und die so gewonnenen Ergebnisse sind unerlässlich nöthige Vorstufen weiterer Erkenntniss.

Gleichwohl glaube ich aber nicht, dass sie uns bereits so nahe an die wirklichen Ursachen der bezüglichen organischen Vorgänge herangeführt haben, als mehrfach angenommen wird.

Die äusserliche Uebereinstimmung zweier Erscheinungen darf uns noch nicht verführen, auch eine Uebereinstimmung ihrer Ursachen anzunehmen, besonders nicht auf dem Gebiete des Organischen, wo die Verhältnisse so complicirte sind, dass wir sie noch nicht annähernd zu überblicken vermögen. Wie ähnlich, bis in sehr feine Formenverhältnisse hinein sind die Verzweigungen der Blutgefässe mit den Verästelungen der Bäume; und doch sind die ersteren, wie ich gezeigt habe (s. Nr, 1 u. 2), durch Anpassung an die Kräfte der in den Blutgefässen strömenden Flüssigkeit bedingt, während die anderen auf statischen Grundlagen beruhende Erscheinungen darstellen.

1) G. Quincke, Ueber Protoplasmabewegung. „Biologisches Centralbl.", 1888, S 499—506 und O. Bütschli, Ueber die Structur des Protoplasma's, 1889.

Auch mir ist es schon vor Jahren gelungen, einen räthselhaften vitalen Vorgang scheinbar nachzuahmen, wie ich bei dieser Gelegenheit mittheilen will.

Es ist räthselhaft, wodurch bei der Befruchtung des Eies die beiden Träger der Vererbungsstoffe, der sehr kleine Samenkern und der etwas grössere Eikern sich innerhalb der grossen Dottermasse des Eies zusammenfinden; während diese beiden Kerne sich einander nähern, ist sehr ausgeprägt der männliche, in noch zweifelhafter Weise der weibliche Kern[1]) [**11**] von einem Kranz radiär geordneter Theilchen umgeben. Wenn man nun experimenti causa auf eine grosse Schale mit trüber gesättigter wässeriger Carbolsäurelösung zwei Tropfen gefärbten Chloroforms fallen lässt, so entwickelt sich um jeden Tropfen sowohl auf der Oberfläche der Flüssigkeit wie tief in die letztere hinein eine radiäre Strahlung; und sobald diese beiden Zonen sich berührt haben, bewegen sich die Tropfen, auch aus einer Entfernung von mehreren Centimetern, geraden Weges mit stetig zunehmender Geschwindigkeit gegen einander, um sich mit grosser Gewalt zu vereinigen. Der kleinere Tropfen legt dabei den grösseren Weg zurück, gleich dem kleineren männlichen Kern im Ei. Nimmt man nicht ganz gesättigte Carbollösung und für den grösseren Tropfen statt Chloroform Benzol, so entwickelt sich um diesen Tropfen ein schwacher Strahlenkranz und die Erscheinungen werden damit der geschlechtlichen Copulation noch ähnlicher.

Man könnte wohl versucht sein, auf Grund dieser Uebereinstimmung der Erscheinungen und des Effectes dieses Experimentes mit dem Copulationsphänomen der Geschlechtskerne zu glauben, das Copulationsproblem der Befruchtung wäre

[1]) Ich habe einige Male Andeutungen davon im mikrotomirten Froschei, während der männliche Kern schon auf der zweiten Strecke seines Weges, auf der von mir sogenannten „Copulationsbahn" begriffen war, wahrgenommen. Da nach dem mitgetheilten Experiment auch eine nur schwache Existenz dieses Strahlenkranzes um den weiblichen Kern zu dieser Zeit vielleicht von Wichtigkeit für den Mechanismus der Copulation sein kann, so ist es wünschenswerth, die Thatsachen an günstigeren Objekten noch einmal genau darauf zu prüfen, zumal da der Strahlenkranz im Falle vielmal geringerer Entwicklung als am Spermakern und als vorher bei der Eireifung auch dem besten Beobachter hätte entgangen sein können. [Die neuere Literatur dieser Asteren siehe in Ch. S. Minot, Lehrbuch d. Entwickelungsgesch. d. Menschen. Deutsch von Kaestner, Leipzig 1894, S. 119.]

durch dieses [in seinen Wirkungsweisen scheinbar leicht verständliche] Experiment gleichfalls mechanisch gelöst. Doch bei genauerem Ueberlegen erkennen wir, dass dieser künstliche Copulationsvorgang nicht nur mit anderen Stoffen, sondern unter Mithilfe einer Wirkungsweise sich vollzieht, für welche im Ei keine Gelegenheit gegeben sein kann, denn er beruht zum Theil auf der Ausbreitung der rasch sich bildenden Dämpfe des Chloroforms, resp. Benzols[1]).

Man könnte der Ansicht sein, um methodisch vorzugehen, müsste die Forschung durchaus mit den einfachsten Lebewesen beginnen: und man dürfte nicht eher in der ursächlichen Erforschung der höheren Organismen weitergehen, ehe wir nicht im Hauptsächlichen die Räthsel der Entstehung, Gestaltung und Erhaltung der scheinbar einfachen Gebilde, der einzelnen Zellen, gelöst hätten.

Alsdann wäre diese wichtige und uns so nöthige Erforschung der Ursachen der Lebensvorgänge auf lange Zeit, vielleicht auf immer in die Hände der Protistenforscher und der Botaniker gelegt; und zumal wir Mediciner müssten uns begnügen, abwartend zuzusehen.

Dies wäre aber durchaus unangemessen. Im Gegentheil sind mannigfache ursächliche Verhältnisse des Aufbaues eines höheren Organismus aus Summen solcher niederster Organismen viel leichter zu ermitteln, als die Ursachen der Grundvorgänge an letzteren.

Die freilebenden niedersten Organismen entbehren ja

1) Wenn man den zweiten Tropfen Chloroform nur über die Oberfläche der Schale hält, nähert sich ihm der auf letzterer schwimmende Tropfen ad maximum, stellt sich also senkrecht unter ihn, sobald die von den Dämpfen des freien Tropfens auf der Oberfläche der Carbollösung gebildete Wirkungssphäre diejenige des schwimmenden Tropfens berührt hat. Bei öfterer Wiederholung des Versuches mit derselben Carbolsäurelösung wird der Vorgang allmählich schwächer und hört schliesslich auf; ein Zeichen, dass dieser Lösung durch die Bildung von Umsetzungsprodukten die (besonders in alter, gestandener Carbolsäurelösung reichlich vorhandenen) zu obiger Wirkung nöthigen Stoffe entzogen werden. Ebenso erschöpft sich die Wirksamkeit desselben Chloroformtropfens. Je dünner die Carbolsäurelösung, um so schwächer sind die geschilderten Wirkungen, und bei einem gewissen Grad der Verdünnung sind sie nicht mehr wahrnehmbar: [alles Beweise, dass diese Wirkung nicht bloss ein physikalisches Oberflächenphänomen ist]. Bringt man den Chloroformtropfen unter die Oberfläche, auf den Boden des Gefässes, so bleibt die Wirkung auf die Berührungsfläche beider Tropfen beschränkt, es findet keine radiäre Strömung in einer grösseren Flüssigkeitsmasse statt.

der Fähigkeit, zum Aufbaue höherer Organismen zusammenzuwirken; also ist diese Fähigkeit etwas Besonderes und daher auch für sich Erforschbares. Ausserdem ist in den höheren Organismen eine weitgehende Specialisirung der Zellen ausgebildet: vielfach sind Zellengruppen auf Kosten der Vielseitigkeit der einzelnen Zellindividuen nach je einer Richtung zu besonderen Leistungen entwickelt. Wir finden daher in den höheren Organismen nach mancher Richtung hin [z. B. bei den differenzirten und daher weniger vielseitig leistungsfähigen Geweben oder in Folge der geringeren Regenerationsfähigkeit] sogar einfachere Verhältnisse vor (s. Nr. 26 S. 60).

Die Botaniker haben an ihrem, für diese Forschungen viel zugänglicheren Materiale auch schon an höheren Organismen eine ganze Reihe von Gestaltungsgesetzen und ursächlichen Beziehungen ermittelt, und ich brauche nur die Namen Jul. Sachs, Schwendener, Leitgeb, Pfeffer, Wiesner, Strassburger, de Vries zu nennen, um den Kundigen an die wichtigsten Entdeckungen auf diesem Gebiete zu erinnern.

Wir Mediciner, die wir den höchsten Organismus am genauesten kennen, werden in der Erforschung der Ursachen des Aufbaues desselben und ähnlich gebauter Organismen aus vielen Zellen und der Erhaltungsursachen dieses Aufbaues ein Feld reicher und lohnender Forschung finden; und es wird auch bei dieser Thätigkeit dem denkenden Beobachter Manches von den wesentlichen allgemeinen Eigenschaften der Zellen sich erschliessen, und wahrscheinlich gerade solches, welches dem Protistenforscher weniger nahe liegt oder für ihn weniger leicht festzustellen ist.

Die gegenwärtigen Forscher auf diesem Gebiete müssen sich bescheiden, die Vorarbeiten für die spätere Gewinnung dieser schwierigsten Erkenntniss zu machen.

Vielleicht ist die von C. E. v. Bär stammende Analyse der organischen Gestaltungsvorgänge in gestaltliche und qualitative (gewebliche) Differenzirung zugleich eine causale.

[**13**] Sicher aber ist dies nicht der Fall bezüglich der gegenwärtigen Ableitung der Formenbildungen von Fal-

tungs-, Ausstülpungs-, Verschmelzungs-, Abschnürungsvorgängen u. dgl.; sowie mit der Zurückführung dieser Vorgänge auf Vergrösserung, Verkleinerung, Umgestaltung, Theilung und Umordnung der Zellen.

Diese Unterscheidungen sind blos gestaltliche; wir wissen, dass jeder dieser Vorgänge durch zum Theil verschiedene Ursachen und verschiedene derselben durch zum Theil gleiche Ursachen bedingt sein können.

Eine Analyse der organischen Gestaltungsvorgänge nach den Ursachen und deren specifischen Combinationen steht noch aus. Wenn diese auch ein Ziel unseres Strebens sein muss, so wird es trotzdem vorläufig auch für die Entwicklungsmechanik sehr nützlich sein, weiterhin die Entwicklungsvorgänge auf Grund des eben erwähnten formal-analytischen Schemas zu zerlegen, weil bei diesem Bestreben die formalen Vorgänge des Genaueren erforscht werden, und weil diese Zerlegung immerhin die Zurückführung einer Vielheit auf eine Minderheit darstellt.

Der Zerlegung der Entwicklungsvorgänge in ursächliche Componenten werden wir uns nur allmählich nähern können, und zwar durch Beantwortung einiger Vorfragen, welche meiner Ansicht nach zunächst in Angriff zu nehmen sind, nämlich der Fragen nach der Zeit der ursächlichen Bestimmung einer Gestaltung (s. Nr. 16) und nach dem Ort der Ursachen derselben (s. Nr. 13). Durch die Beantwortung der ersteren Frage erfahren wir, in welcher Periode der Entwicklung, durch die der letzteren, an welchem Orte wir die Ursachen eines Vorganges zu suchen haben.

War es für die Pathologie von Nutzen, dass die Pathologen seit Morgagni zunächst nach dem Sitze und dann erst nach den Ursachen der Krankheit forschten, so haben wir wohl einen gleichen Nutzen von demselben Gange der Untersuchung auch für die Ermittelung der normalen Entwicklungsursachen zu gewärtigen. Wir erfahren so z. B., ob die Ursachen eines Gestaltungsvorganges in den durch ihn umgestalteten Theilen selbst gelegen sind, ob der Vorgang also als „Selbstdifferenzirung“ zu betrachten ist, oder ob äussere Theile an der betrachteten Umgestaltung mitwirken. Mit diesen Vorkenntnissen

über die ursächlichen Verhältnisse werden wir auch dem Wesen der Ursache selbst schon ein wenig näher kommen.

[**14**] Auf diesem Wege war es mir z. B. möglich, zu ermitteln, dass die Richtung der Mittelebene des Frosches im Ei schon zwei Tage vor der ersten, diese Richtung bekundenden Organanlage bestimmt ist (s. Nr. 16), dass jedoch im unbefruchteten Ei diese Bestimmung noch nicht getroffen ist, sondern dass diese Lage gerade während der Befruchtung normirt wird (s. Nr. 20). Durch diese Einsicht wurde dann die Vermuthung nahegelegt, dass diese Bestimmung vielleicht durch die Befruchtung erfolge; und die daraufhin angestellten, lange Zeit erfolglosen Versuche ergaben nach Ermittelung der geeigneten Methode die Richtigkeit dieser Vermuthung. Zugleich zeigte sich, dass wir es vermögen, die Befruchtungsrichtung und damit auch die Lage des Thieres im Ei beliebig zu bestimmen, und fernerhin, dass diejenige Seite des Eies, an welcher wir den Samenkörper eindringen lassen, zur hinteren Körperhälfte des Thieres wird, während aus derjenigen Eihälfte, in welcher zur Zeit der Befruchtung der weibliche Zeugungstheil, der Eikern liegt, die Kopfhälfte des Thieres hervorgeht (s. Nr. 21).

So gelang es auch, durch das Experiment nachzuweisen, dass das Material zur Bildung des Centralnervensystems im mehrfach getheilten Froschei, nicht, wie man bisher annahm, oben auf der ursprünglich schon schwarzen Seite des Eies, sondern seitlich am Aequator des Eies liegt, und dass es von da zu beiden Seiten herunter bewegt wird, um erst unter nachträglicher Vereinigung in der Mittelebene die scheinbar einheitliche Anlage des Nervensystems zu bilden (s. Nr. 22 u. 23).

Wenn wir nun auch gegenwärtig zumeist die specifischen Beschaffenheiten der Ursachen selbst nicht werden ermitteln können, so werden wir auf Grund unserer Fragestellung durch die Bekanntschaft mit der Oertlichkeit der Ursachen vielfach gestaltende Einwirkungen, zum Theil weit von einander entfernter Theile erkennen.

Wir werden damit Factoren ermitteln, welche normaler Weise die gestaltende Thätigkeit der Zellen und Gewebe „auslösen"

oder nach Quantität, Richtung und Qualität alteriren. Und auch so weit die Veränderungen rein aus in den veränderten Theilen selber gelegenen Kräften sich vollziehen, also „Selbstdifferenzirungen" darstellen, werden wir die auslösenden [**15**] inneren Momente für jede weitere Veränderung zu ermitteln uns bestreben müssen.

Wir müssen mit der Zeit auf Grund analytischer Betrachtung der ermittelten gestaltenden Reactionen und Wechselwirkungen möglichst allgemein zur Wirkung gelangende, gestaltende Wirkungsgesetze (nicht blos Thatsachen- und Formengesetze) ableiten oder, besser gesagt, die zahlreichen Einzelgestaltungen auf eine mit der Zeit immer kleinere Minderheit gestaltender „constanter Wirkungsweisen" zurückführen: eine Aufgabe, welche, so weit es sich um Zurückführung auf mechanische Massenwirkungen handelt, bereits von W. His[1]) mit Erfolg in Angriff genommen worden ist.

Danach wird es des Weiteren versucht werden können, die aufgefundenen beständigen gestaltenden Wirkungsweisen des lebenden Substrates selbst wieder von noch allgemeineren Wirkungsweisen abzuleiten, und diese selber schliesslich gleich den mechanischen Massenwirkungen auf im Bereiche des Anorganischen erkannte Wirkungsarten, resp. auf die ihnen supponirten Kraftformen zurückzuführen.

Diese Art des Vorgehens wird uns in der Erkenntniss der Gestaltungsvorgänge der höheren Organismen, wie ich glaube, stetig, wenn auch nur schrittweise, weiter führen.

Bei dieser Tendenz der Zurückführung der hochcomplicirten organischen Vorgänge auf einfachere Wirkungsweisen dürfen wir aber den Ueberblick über die specifisch organischen, zur Zeit unerklärbar erscheinenden Verhältnisse nicht verlieren. Dies gilt besonders bezüglich derjenigen Wirkungen, auf denen die Herstellung und Erhaltung des „Ganzen" in seinem der Species entsprechenden Typus beruht. Die Nichtberücksichtigung dieser Vorgänge würde von vornherein zu einer unvollständigen Vorstellung vom Wesen des Organischen Veranlassung geben, die auch bei der

[1]) Wilhelm His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.

Auffassung anderer, einfacherer Vorgänge leicht irrthümliche, zu grob mechanische Vorstellungen nach sich ziehen könnte.

Es scheint mir, dass in Bezug auf diese, die typische Einheit des Ganzen vermittelnden Wirkungen die Lehre von dem Aufbaue des Organismus aus selbstlebenden Theilen uns zu einer Unterschätzung derselben geführt hat.

Da die uns zusammensetzenden Zellen Nahrung aufnehmen und in ihnen gleichende Substanz umwandeln, da sie sich vermehren, eventuell sich bewegen und mannigfache Stoffe bilden und ausscheiden, da sie also diese wesentlichen Grundverrichtungen des ganzen Individuums haben, so ist die Auffassung entstanden, dass der ganze Organismus blos eine Summe dieser relativ selbstständigen Gebilde ist.

[**16**] Man denkt sich, wenn ich die Anschauungen der Zeit recht verstehe, die Einheit des ganzen Individuums dadurch hergestellt und darauf beruhend, dass die selbstlebenden Theile, die Zellen, zufolge der typischen Vorgänge der Entwicklung aus dem Ei derart beschaffen und gelagert sind, dass alle ihrer Natur nach zu einem selbsterhaltungsfähigen Ganzen zusammenwirken können und müssen, einfach indem sich in jeder Zelle die in ihr liegenden Kräfte in qualitativ constanter, nur quantitativ und zeitlich von aussen regulirter Weise bethätigen.

Die Einheit des Ganzen ist nach dieser Auffassung blos eine typisch functionelle; und die Einheitlichkeit der Action aller Theile wird wesentlich dadurch vermittelt, dass der Gebrauch des Ganzen einem einzigen Willen unterstellt ist.

Indem dem Acte der Function innerhalb gewisser Breite zugleich eine gestaltende Einwirkung auf das vollziehende Substrat von der Art zukommt, dass eine mehrfach ausgeübte Function in Zukunft leichter und vollkommener vollzogen werden kann, so ist auch die feinere morphologische Ausbildung des Gesammtorganismus für die von der centralen Willensinstanz intendirten Vorrichtungen von diesem Centrum des Ganzen abhängig gemacht; und ich selber habe für diese anscheinend wunderbare Fähigkeit der directen „functio-

nellen Anpassung“ an neue Verrichtungen eine ausreichende, mechanisch fundirte Erklärung gegeben (s. Nr. 4).

Eine weitere Einheitlichkeit wird nach der bis vor Kurzem geltenden Auffassung nur noch durch einige, zwar vom Nervensystem aus, aber ohne Bewusstsein geleitete regulatorische Mechanismen, z. B. der Athmung, des Herzschlages etc., dargestellt, denen aber blos ein beschränkter Wirkungskreis zukommt.

Erst in neuerer Zeit ist in der wieder mehr zur Anerkennung gekommenen und, wie es scheint, auf unzweifelhafte Thatsachen gestützten Lehre von den trophischen Nerven ein Factor hervorgehoben worden, der auf eine weitere stoffliche Centralisation hinweist und das „gestaltliche“ Leben der Theile in grössere Abhängigkeit von centraler Thätigkeit bringt. Doch wird dieser Factor blos für die Erhaltung des Gebildeten oder für die Vollendung der typischen Gestaltung auf dem typischen Wege in Anspruch genommen; er ist daher, wenn auch im Einzelnen seiner Wirkung nach vollkommen [**17**) dunkel, doch im Ganzen, als etwas von vornherein Normirtes, verständlich. Immerhin wird dadurch die Autonomie der Zellen des Leibes schon sehr herabgesetzt.

Es gibt nun aber „regulatorische“ Thatsachen bei „atypischen“ Vorgängen, welche bei gehöriger Würdigung auf ein viel innigeres Zusammenwirken der Theile zum Ganzen und auf eine grössere Abhängigkeit der Theile vom Ganzen hindeuten.

Das ist einmal das längst bekannte, aber noch vollkommen unverständliche Vermögen der Regeneration, das Vermögen vieler Thiere, fast jedes beliebige, in Verlust gerathene Stück des Körpers in seiner früheren Beschaffenheit wieder herzustellen, als zufällig entfernt war und als daher zur Integrität des Ganzen nöthig ist.

Dahin gehört auch die jüngst von mir entdeckte Fähigkeit der Postgeneration (s. Nr. 22).

Wenn man nämlich ein Froschei gleich nach dem ersten der Befruchtung folgenden, äusserlich sichtbaren Gestaltungsvorgang, nach der Theilung des Eies in zwei gleich grosse Theile an einer dieser Hälften mit einer heissen Nadel in geeigneter Weise operirt, so bleibt diese Hälfte unentwickelt, während die andere Hälfte sich zu einem

normal gestalteten halben Embryo, zu einem rechten oder linken halben Thier, je nach Umständen auch zu einem vorderen halben Embryo ausbildet.

Das ist gewiss überraschend; wunderbar aber ist es, dass darauf in einer späteren Zeit die fehlende, noch gar nicht gebildet gewesene Hälfte des Thieres von der vorhandenen aus vollkommen nacherzeugt wird; und dies kann auf ähnliche Weise wie bei der Regeneration geschehen, indem die den Körper nach der Seite des Defectes begrenzenden Zellen sich vermehren und solche Gestaltungen liefern, dass alles zum typischen Ganzen Fehlende ersetzt wird; es kann aber diese Nacherzeugung sogar auch aus einem, in Folge obiger Operation durcheinander gebrachten und zum Theile veränderten Materiale vor sich gehen und trotzdem die typischen Endproducte herstellen.

Welche Leistung aber wäre es, wenn nach der Verwüstung, nach der gänzlichen Vernichtung aller Culturerzeugnisse eines grossen Theiles eines Reiches, etwa durch den Feind, die an den verwüsteten Theil angrenzenden Bewohner und [**18**] ihre Nachkommen aus eigener Initiative, ohne Anleitung von der das Ganze vertretenden Centralverwaltung alles Zerstörte, obgleich sie dasselbe in Folge ihrer Gebundenheit an die Scholle nie gesehen haben, vollkommen in der früher vorhandenen Weise wieder herstellen wollten[1]), darunter auch solches, was functionell gar nicht nöthig ist, wie etwa der bunte Anstrich mancher Häuser, entsprechend der Wiederherstellung der früheren typischen Farbenzeichnung der Haut[2]).

Und auch, wenn Zellen von inneren Theilen des Körpers herkommen und sich am Aufbau des Neuen betheiligen, wie sollen sie über den Aufbau des Fehlenden instruirt sein und wie ihren Auftrag oder ihre Intention den übrigen selbstthätigen Bausteinen übermitteln?

[1]) Der hier gemachte Vergleich ist nicht zutreffend, weil das verwüstete Stück Land kein typischer Theil eines typischen, stets in gleicher Weise hergestellten Gebildes ist, wie zerstörte Theile von Organismen.]

[2]) Neuerdings ist von Boulenger (Proceed. of the Zoolog. Soc. of London 1888. Port. 3. S. 351—353) gezeigt worden, dass bei der Regeneration von Eidechsenschwänzen die Beschuppung des regeneriten Schwanzes häufig von der normalen Form abweicht und der Beschuppung von Vorfahren entspricht; was indess nicht weniger räthselhaft ist.

Es gehört zu solchen Leistungen scheinbar mehr als die Intelligenz des menschlichen „beschränkten Unterthanenverstandes", und doch vollziehen die kleinen Zellgebilde diese Leistungen rasch und sicher (s. Nr. 27 S. 302 und 28 S. 659)[1].

Und sogar aus dem Eie in Folge operativen Eingreifens ausgetretene Eitheile (Extraovate) vermögen noch an das Normale sich anschliessende Bildungen hervorzubringen (s. Nr. 24).

Wodurch soll ferner die von TREMBLEY und NUSSBAUM[2]) nachgewiesene Art der Regeneration des kleinen Wasserpolypen, der Hydra, vermittelt sein, welche aus jedem durch die ganze Dicke der Leibeswandung durchgehenden Theilstück dieser Wandung, selbst bei mangelnder Nahrung, also ohne Wachsthum, blos durch Umordnung und Umdifferenzirung der den vorhandenen Theil zusammensetzenden Zellen einen kleineren, dem früheren Ganzen entsprechend gestalteten Polypen herstellt?

Und wie wollen wir uns weiterhin z. B. den an einem niedersten, einzelligen Lebewesen, der Euglypha alveolata von GRUBER, BLOCHMANN und SCHEWIAKOFF[3]) beobachteten Vorgang der Encystirung, der Bildung eines zweiten Panzers bei Gefahr der Eintrocknung aus den Reserveplatten, und nach dem Aufhören dieser Gefahr, die Verwendung dieser [**19**] selben Platten unter nachträglicher Umordnung und typischer Zusammenfügung zum Panzer eines Tochterindividuums aus der Autonomie der Theile erklären?

Ich bin der Meinung, diese Thatsachen[4]) weisen uns auf eine

[1]) Die „Sicherheit" der Vollziehung der Regeneration bezieht sich blos auf das schliessliche Endresultat und ist blos beim Mangel störender Momente vorhanden; andernfalls wird oft nicht ganz Richtiges gebildet; auch wird bei der Regeneration manches Unbrauchbare eliminirt.]

[2]) M. NUSSBAUM, Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. „Arch. f. mikrosk. Anat.", Bd. XXIX.

[3]) SCHEWIAKOFF, Ueber die karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata. „Morpholog. Jahrb.", 1887, und A. GRUBER, Ber. der naturforsch. Gesellsch. zu Freib. i. B., Bd. IV, Heft 4.

[4]) Desgleichen die jüngst von RIBBERT und seinen Schülern gemachten Beobachtungen, dass auch nach Entfernung noch nicht fungirender Organe bei Säugethieren, z. B. eines jugendlichen Hoden, Eierstockes, oder mehrerer jugendlicher Milchdrüsen das andere, resp. die anderen gleichen Organe einer compensatorischen Vergrösserung der specifischen Theile unterliegen. Vortrag auf der Naturforscher-Versammlung zu Heidelberg, 1889.

grössere Einheitlichkeit unter den Theilen des Organismus hin, als wir trotz der Annahme, dass jede bezügliche Zelle noch einen Theil des „Keimplasma“ enthalte, gegenwärtig zu verstehen im Stande sind.

Die Entwicklungsmechanik erhält daher in dem Suchen nach der ursächlichen Vermittlung der die typische Einheit des Ganzen trotz mannigfachen Wechsels der Verhältnisse herstellenden, erhaltenden und wiederherstellenden Vorgänge eine weitere, grosse Aufgabe.

Bei der Kürze der mir zugemessenen Zeit muss ich davon absehen, einen auch nur flüchtigen Ueberblick über das auf dem Wege des Experimentes in der Entwicklungsmechanik bereits Erreichte zu geben; und ich will daher nur die Namen einiger Autoren nennen, welchen wir in erster Linie bezügliche Bereicherungen verdanken: Ludwig Fick, Panum, Dareste, Pflüger, Barfurth, Th. Boveri, Born, O. und R. Hertwig, Nussbaum, A. Gruber, Chabry, L. Gerlach u. A.

Eines bin ich indess verpflichtet, noch hervorzuheben: nämlich die überraschende Thatsache, dass wir das Hauptmaterial unserer dermaligen ursächlichen Erkenntniss der Entwicklungs- und Erhaltungsvorgänge des menschlichen, resp. thierischen Organismus Forschern verdanken, welche ihren Zielen nach diesem Gebiete anscheinend sehr ferne stehen, nämlich den Klinikern und Pathologen.

Diese Thatsache beruht auf dem Umstande, dass die krankhaften Veränderungen und die Missbildungen uns das Verhalten des Organismus bei Aenderung oder Ausfall eines oder mehrerer Theile vorführen, und so zum Theil dasselbe darbieten, was wir bei dem Experimente künstlich erstreben, um dadurch den Antheil dieses Gebildes an der Gestaltung des übrigen Organismus zu ermitteln. Dazu kommt, dass die Pathologen und Kliniker auch selber viele scharfsinnige Experimente gemacht haben, um die Ursachen mancher Gestaltungsvorgänge aufzuklären.

Jedoch ist nicht unerwähnt zu lassen, dass auch schon Anatomen pathologische Erfahrungen für die Erkenntniss der [20] Ursachen der normalen Bildungen verwerthet haben, so besonders W. Henke und H. v. Meyer.

Die Anwendbarkeit auch der nicht blos auf Ausfallserscheinungen beruhenden pathologischen Erfahrungen auf die normalen Verhältnisse, die Zulässigkeit des Rückschlusses von den in pathologischen Verhältnissen beobachteten Gewebsreactionen auf die normalen Gewebsleistungen beruht auf der weiteren Erfahrung, dass die Eigenschaft der Gewebsreaction so wenig von der Eigenschaft der veranlassenden äusseren Ursache, so sehr dagegen von den Eigenschaften des reagirenden Substrates abhängt, dass diese Ursache fast blos als das „auslösende“ Moment für das in Thätigkeittreten des specifischen, an sich sehr stabilen Gewebsmechanismus zu betrachten ist. Die progressiven abnormen Leistungen sind meist blos gesteigerte oder anachronistische Bethätigungen der normalen Eigenschaften [die regressiven Leistungen interessiren uns hier nicht].

Diese Stabilität der productiven Reactionsweisen der Gewebe beraubt uns leider der Möglichkeit, aus den Reactionen auf verschiedenartige Einwirkungen einen Schluss auf die inneren Eigenschaften des reagirenden Substrates zu machen, wie wir es wohl vermöchten, wenn verschiedenartige Einwirkungen wesentlich verschiedenartige Reactionen zur Folge hätten.

Immerhin wird bei der Verwerthung pathologischer Erfahrungen zu Rückschlüssen auf die normalen Vorgänge mit Vorsicht zu verfahren sein. So dürfen wir z. B. aus dem interessanten Ergebniss der Untersuchungen Thoma's über die compensatorische Verdickung der innersten Haut zu weit gewordener Blutgefässe nicht ohne besondere darauf gerichtete Untersuchungen annehmen, dass auch die normale, der eigenen Gestalt des Flüssigkeitsstrahles angepasste Gestaltung der Lichtung der Blutgefässe auf diese Weise hergestellt werde.

Dagegen konnten wir aus der Beobachtung Julius Wolff's, dass auch in abnormen Verhältnissen, z. B. bei schief geheilten Knochenbrüchen, eine dieser neuen Form angepasste, äusserst zweckmässige Knochenstructur entsteht, sofort schliessen, dass auch die normale Structur der Knochen durch wesentlich dieselben Mechanismen der den Knochen zusammensetzenden Gewebe hergestellt werden kann,

dass diese Structur also nicht nothwendig in ihren zahllosen zweckmässigen Einzelbildungen uns vererbt zu werden braucht.

Ebenso gestatten die vielfachen Veränderungen, welche die Muskeln, Knochen und Bänder nach dem Schwund der Ganglienzellen der sogenannten Vorderhörner des Rückenmarkes bei der spinalen Kinderlähmung erfahren, eine ganze Reihe von Schlüssen auf gestaltende Einwirkungen, welche [**21**] auch normaler Weise zur Ausbildung und Erhaltung nöthig sind; während aus der Thatsache, dass zwischen öfter bewegten Bruchenden eines Knochens ein Gelenk sich ausbildet, nicht zu folgern ist, dass auch die normale Gelenkbildung auf entsprechende Weise veranlasst wird.

Verdanken wir, wie gesagt, den grössten Theil dessen, was wir bis jetzt von gestaltenden Causalzusammenhängen im Organismus sicher wissen, den Pathologen und Klinikern, so könnte man leicht zu der Annahme verführt werden, diese Forscher seien die berufenen Pfleger der Entwicklungsmechanik, da ihnen, wie bisher, auch fernerhin solche „Experimente der Natur" in grosser Anzahl vorkommen werden, da sie immer neue bezügliche Beobachtungen und Erfahrungen machen werden, aus dem Helfen oder Nichthelfen mechanischer Eingriffe immer sicherere Schlüsse auf die Ursachen von Störungen der normalen Formen gewinnen werden. Gewiss ist daher, dass von ihnen die Entwicklungsmechanik auch fernerhin neue Anregung und Bereicherung erfahren wird.

Aber es wäre doch gefehlt, ihnen noch weiterhin die Pflege der Entwicklungsmechanik vorwiegend zu überlassen.

Bei ihnen steht naturgemäss das pathologische und therapeutische Interesse im Vordergrunde; ihr Ziel ist, die krankhaften Vorgänge vollkommen zu erkennen und ihrer Herr zu werden; und nicht viel mehr, als diese Interessen es unmittelbar verlangen, können von ihnen die entwicklungsmechanischen Probleme behandelt werden. Sie haben nicht die Zeit, jahrelange Untersuchungen über Aufgaben zu machen, von denen nicht vorauszusagen ist, ob die Resultate auch für sie verwerthbar sein werden. Und doch müssen solche Untersuchungen in grosser Anzahl gemacht werden. Es ist genügend bekannt, wie oft schon die Verfolgung von wissenschaftlichen Problemen

bis in die subtilsten, für den ferner Stehenden anscheinend unfruchtbaren Einzelheiten hinein plötzlich zu einer nicht geahnten Verwendbarkeit der Ergebnisse geführt hat. Ich erinnere nur an die Untersuchungen, die der Erfindung des Telephon, des Phonographen, des Photophon, der Elektrotherapie vorausgehen mussten. Und wie ist seinerzeit die Sorgfalt verspottet worden, die GALILEI der Erforschung des Umlaufes der Jupitermonde zu Theil werden liess; welchen Nutzen aber haben später die von ihm ermittelten Verhältnisse für die Schifffahrt durch die damit gewonnene Gelegenheit zu genauen Ortsbestimmungen gebracht?

[Auch ist nicht zu übersehen, dass der „Nutzen" blos eine Seite der Dinge bezeichnet; und dass nur Derjenige Aussicht hat, das Wesen einer Sache möglichst voll zu erfassen, der sie um ihrer selbst willen studirt.]

Die Entwicklungsmechanik rein der Pflege der praktischen Mediciner und Pathologen zu überlassen, wäre ähnlich, als wenn die Ausbildung der Mechanik allein den praktischen Technikern überlassen bliebe.

[**22**] Die Praxis geht der Theorie zwar stets voran; letztere baut sich zunächst auf den bereits durch die Praxis ermittelten Thatsachen auf.

Aber wie langsam war in der Periode der reinen Empirie der Fortschritt der Technik gegenüber den riesenhaften Fortschritten der Neuzeit! Welche Tausende von Umwegen wurden vor Erreichung eines Zieles gemacht! Wie viele auf dem einen Specialgebiete bereits gewonnenen Erfahrungen mussten Mangels genügend allgemeiner Behandlung der Probleme auf benachbarten Specialgebieten auf's Neue von Grund aus mühsam erworben werden!

Gewiss erinnert es den Chirurgen lebhaft an die Geschichte der orthopädischen Behandlungsweisen. Wie viele Tausende von Kindern mit Klumpfuss, mit Gelenkcontracturen etc. mussten ihre Jugend in Folge der auf falscher Auffassung der Ursachen der Affection und der Wirkung des Mittels beruhenden nutzlosen Apparate vertrauern, ehe die zahllosen Misserfolge allmählich zu tieferer Einsicht und zu angemessener wirkenden Apparaten geführt haben!

Wir müssen sagen: Diese Umwege hätten schon vor Jahrzehnten, schon seitdem eine richtige Unterscheidung der Gewebe gewonnen war, durch methodisch angestellte, analytische Thierversuche vermieden werden können. Aber freilich erst jetzt, durch die aseptische Wundbehandlungsmethode, sind wir in den Stand gesetzt, der Orthopädie durch exacte experimentelle Erforschung der gestaltenden Reactionsweisen der Gewebe und ihrer auslösenden Ursachen eine analytische, für die Praxis verwerthbare Grundlage zu geben. Doch diese Aufgabe wird selber nur auf der Basis entwicklungsmechanischer Einsicht zu lösen sein (s. I, S. 148)[1].

[1]) Da der hier in Kürze ausgesprochene Gedanke bei den bezüglichen Fachleuten: Chirurgen, Orthopäden und Gynäkologen vollkommen ungewürdigt geblieben ist, so sei seine Bedeutung hier noch an einem Beispiele erläutert.

Die keilförmige Gestalt der Wirbelkörper bei Scoliose wird von Compression des Knochens an der concaven, von Aufblähung oder Auseinanderziehung des Knochens auf der convexen Seite der Krümmung abgeleitet.

Directe Erniedrigung des Knochens durch so starken Druck, dass er zur Einbiegung mit oder ohne Infraction führt, ist wohl nur ausnahmsweise betheiligt; meist handelt es sich um ein Kleinerbleiben, um ein Zurückbleiben der Höhe des Knochens im Wachsthum an der Seite der Concavität. Es ist aber bis jetzt nicht nachgewiesen, dass das Wachsthum des Knochens direct durch den, von den ihn in der Jugend an den Druckflächen bedeckenden Knorpel (wohl aber von den vom Perioste) aus übertragenen Druck gehemmt werden kann (s. Nr. 10 S. 6 und 11), noch dass Zug direct das Knochenwachsthum (statt des Knorpelwachsthums) anregt. Auch scheint mir nicht annehmbar, dass durch passive Biegung der Wirbelsäule und dadurch bedingte Verdrängung des Knochenmarkes von der Seite der Concavität gegen die Convexität, wie Nicoladoni glaubt, ein chronischer verstärkter Binnendruck durch das verdrängte Mark auf die Spongiosa der convexen Seite ausgeübt werde (selbst wenn solche passive Verdrängung nachgewiesen würde); dies scheint deshalb nicht möglich, weil spätestens schon nach wenigen Stunden ein vollkommener Ausgleich in dem Drucke des ganzen weichen Inhaltes eines Wirbelkörpers stattfinden muss, ganz abgesehen davon, dass durch Blutabfluss noch viel früher ein localer Ueberdruck aufgehoben werden wird.

Es wird nicht genügend berücksichtigt, dass die Wirbelsäule ausser aus Knochen vor allem primär noch aus Knorpel besteht, wozu noch die Zwischenscheiben, Bänder, Knochenmark und Gefässe kommen, von denen jedes besondere Reactionsqualitäten besitzt, die von denen des Knochens wesentlich verschieden, zum Theil ihnen entgegengesetzt sind, und dass aus der Gesammtreaction aller dieser und aus ihrer gegenseitigen Beeinflussung die Gesammtveränderungen resultiren. Daher ist es zur Erlangung wissenschaftlichen Verständnisses nöthig, analytisch vorzugehen und durch besondere Experimente oder geeignete pathologische Beobachtungen die gestaltenden Reactionen jedes dieser Gewebe resp. Gebilde auf dauernden und auf intermittirenden Druck und Zug für sich zu ermitteln.

Der primäre und, wie mir scheint, durch Druck und Zug passiv bild-

Und weiterhin, wenn die Ursachen der Entstehung und Erhaltung der normalen Eigenschaften und Formen der Organe uns bekannt wären, welche neue, sicherere Grundlage wäre damit für die

samste Bestandtheil der Skelettheile ist der Knorpel. Ein knorpeliges mit eigener Wachsthumsfähigkeit versehenes Gebilde kann durch abnormen Druck in der Druckrichtung am Wachsthum gehemmt werden; dabei kann dieser Knorpel, in möglichster Bethätigung seiner jugendlichen, immanenten Wachsthumsfähigkeit, compensatorisch seitwärts herauswachsen, weiterhin an Stelle des Wegfalles oder der Verringerung normalen Druckes oder gar bei Vorhandensein abnormem Zug zu abnorm starkem Wachsthum veranlasst werden.

Die so vom Knorpel gebildete Form wird dann durch die dem Knorpelwachsthum nachfolgende endochondrale substitutionelle Knochenbildung aus Knochen nachgebildet (siehe I, Nr. 10, S. 5). In der Jugend ist also in erster Linie der Knorpel das durch sein immanentes Wachsthumsvermögen und durch seine Reactionen die Gestalt der Skelettheile bestimmende Material.

Diese Vorgänge an den beiden Geweben können gleichzeitig stattfinden, solange noch eine wachsthumsfähige wenn auch nur dünne Knorpellamelle den Knochen bedeckt.

So wird bei Entstehung der Scoliose an dem nach der Concavität zu gelegenem Wirbeltheile das Knorpelwachsthum an den Druckflächen gehemmt, also der Wirbel niedrig werden, und zugleich der Knorpel compensatorisch seitlich heraus gegen die Concavität wachsen; an dem nach der Seite der Convexität zu gelegenen Randtheile wird dagegen verstärktes Knorpelwachsthum stattfinden, welches bei gleichzeitiger Insufficienz der Function der Zwischenwirbelscheibe als hydraulische Presse in Folge von Schwund des Nucleus pulposus (s. Nr. 4, S. 29) sich noch weiter gegen die Mitte hin ausdehnt. Dieser so bedingten Knorpelform folgt die endochondrale Knochenbildung fortwährend nach und bildet den gleichgestalteten knöchernen Wirbel. Dabei wird zugleich in Folge des starken Druckes, der in dem nach der concaven Seite gelegenen Theile der Wirbel stattfindet, die Spongiosa dickbalkig und dicht, während in dem der convexen Seite zu gelegenen Theile die Spongiosa in Folge der Entlastung nur weitmaschig und dünnbalkig wird; und diese Spärlichkeit würde wohl in späteren Stadien noch grösser sein als sie ist, wenn nicht beim Liegen auch auf dieser Seite Druck stattfände.

Die dichte Spongiosa entsteht also wohl weniger, (oder nicht) durch passive Zusammendrängung der schon gebildeten Spongiosa als vielmehr durch Activitätshypertrophie; die Dünnheit auf der entgegengesetzten Seite ist als Inactivitätsaplasie zu denken, soweit nicht noch ein anderes, unbekanntes Moment betheiligt ist, auf welches die interessanten Beobachtungen NICOLADONI's an der kindlichen Scoliose (Denkschr. d. Wiener Ac. d. Wiss. 1894) hinzuweisen scheinen.

Diese in erster Linie an angenommene Reactionseigenschaften des Knorpels anknüpfende Ableitung der keilförmigen Gestalt des scoliotischen Wirbels halte ich für wahrscheinlicher als die der Practiker; aber natürlich muss auch ihre Richtigkeit erst durch analytische Experimente geprüft resp. festgestellt werden. Die so experimentell ermittelten Gewebsreactionen können dann für die Ableitung der abnormen Formen aller aus den gleichen Geweben gebauter Skelettheile wie z. B. der des Beckens, des Fusses in den speciellen Verhältnissen entsprechender Weise angewendet werden und werden uns endlich einen Einblick in die wirklichen Vorgänge bei den Deformationen und danach auch in das zur Heilung Nöthige gestatten (s. I. S. 147 u. f.)].

Beurtheilung ihrer krankhaften Veränderungen gewonnen! Und damit wäre dann endlich auch der Boden für die seit Langem erstrebte, im wahren Sinne des Wortes wissenschaftliche, das heisst auf vollem Verständnisse der Vorgänge beruhende Heilkunde gewonnen.

Je weiter wir nun gegenwärtig von diesem Ziele entfernt sind, um so dringlicher müssen wir sagen: Es ist an der Zeit, dass die Entwicklungsmechanik nicht mehr auf die gelegentliche Pflege auf anderen Gebieten thätiger Forscher angewiesen sei; sie bedarf zur Lösung ihrer grossen fundamentalen Aufgaben berufsmässiger Pfleger, und diese werden die Anatomen sowie die entsprechend thätigen Zoologen sein, als diejenigen, welchen auch bisher schon die Aufgabe der Erforschung der organischen Gestaltungen oblag.

[**23**] Wohl wird es der Entwicklungsmechanik von grösstem Nutzen sein, wenn Männer von der exacten, mathematisch-physikalischen Schulung der Physiologen ihr ihre Thätigkeit zuwenden. Dies wird jedoch leider voraussichtlich nur vereinzelt geschehen; denn das Hauptgebiet der physiologischen Forschung stellen die functionellen Leistungen des bereits Gebildeten dar, wogegen das Interesse für die Function des Gestaltens, des Bildens zurücksteht.

Doch dem Anatomen, dem „Morphologen", wie er sich heutzutage so stolz nennt, kommt es zu, nach voller Kenntniss und Erkenntniss der organischen Formenbildung zu streben und nicht willkürlich den Begriff des λόγος auf diesem Gebiete mit der Erörterung der Beziehungen zwischen individueller und phylogenetischer Entwicklung für erschöpft zu halten.

Der Anatom besitzt in den vier bisherigen Richtungen seiner Wissenschaft zugleich die hauptsächlichen Vorkenntnisse für die erfolgreiche Bethätigung des Strebens nach der fünften Richtung hin; und wohl nur dem Nebenumstande der von den Untersuchungsweisen der descriptiven Forschung abweichenden, für die Entwicklungsmechanik nothwendigen experimentellen Forschungsmethode und des Erfordernisses noch mannigfacher, andersartiger Vorkenntnisse ist es zuzuschreiben, dass diese Disciplin bisher seitens der Anatomen relativ wenig, fast nur beiläufig gepflegt worden ist. Und sie erscheint

selbst manchem ihrer Mitarbeiter noch so neu, dass er selbstständig ohne gebührende Beachtung der Leistungen seiner Vorgänger vorgehen und ohne Erwähnung derselben seine Ergebnisse publiciren zu dürfen glaubt; ein Verhalten, das seltsam absticht gegen die Gewissenhaftigkeit, mit der unsere Zeit z. B. durchweg jeden Urheber der geringsten technischen Abänderung einer der beschreibenden Forschung dienenden Untersuchungsmethode citirt.

(Die Entwicklungsmechanik wird den vier bisherigen Richtungen das, was sie jetzt und in Zukunft von ihnen als Vorbedingung ihrer eigenen Leistungen empfängt, reichlich vergelten: der beschreibenden Richtung, indem sie die Aufmerksamkeit auf bisher übersehene formale Eigenschaften lenkt, wie es z. B. schon mit der von den Corrosions-Anatomen übersehenen hydrodynamischen Gestaltung des Lumens der Blutgefässverzweigungen der Fall war (s. Nr. 1 u. 2); der physiologischen Richtung durch die Ermittelung sowohl des Wirkungsumfanges der „functionellen Anpassung", wie der ursächlichen Grundlage dieses Principes der „Selbstgestaltung des Zweckmässigen".

Auch die Entwicklungsgeschichte wird wesentliche Förderung von der Entwicklungsmechanik zu gewärtigen haben, und zwar einmal, indem gleichfalls mit der ursächlichen [**24**] Fragestellung die Beobachtung nach manchen Richtungen hin verschärft wird, und andererseits, indem durch die Ermittelung des Wesens der einzelnen Bildungsvorgänge richtigere Werthurtheile gewonnen werden, wonach z. B. Manches, was der rein formalen Betrachtung als sehr erheblich erscheint, wie etwa, ob die Chorda dorsalis zur Zeit ihrer Anlage mit dem äusseren, inneren oder mittleren Keimblatt im Zusammenhange steht, blos als eine geringe, vorliegenden Falles beim Frosche sogar blos zeitliche Variation ursächlicher Verhältnisse erkannt wird (s. Nr. 22 S. 144).

Und selbst die angewandte vergleichende Anatomie wird in die Lage kommen, es willkommen zu heissen, wenn ihr in der phylogenetischen Deutung ontogenetischer Bildungen an manchen Puncten nicht vollkommen sicheres Fundament urch neue causale Stützen gefestigt oder durch Uebernahme der Last auf andere Grund-

lagen entlastet wird. Es ist bewunderungswürdig, welch' hohes Maass von Einsicht selbst bis in die scheinbar speciellsten Organisationsverhältnisse uns die vergleichende Anatomie rein auf Grundlage der einfachen Formvergleichung gewährt hat. Und dass dies möglich war, ja dass sogar die geformten „Endproducte" im Thierreiche constanter zu sein scheinen, als die speciellen Arten ihrer Herstellung, ist für die Entwicklungsmechanik von grosser Bedeutung (s. Nr. 15 S. 444). Doch haben auch diese Leistungen der vergleichenden Anatomie ihre Grenzen; und ich erinnere nur an die Unsicherheit in der Deutung der Variationen der individuellen Entwicklung, z. B. bezüglich der Hyperdactylie, Oligodactylie, abnorm gelagerter Muskeln, Nerven, Knochenkerne etc. Diejenigen dieser Bildungen, welche in ähnlicher Weise bei Thieren, besonders bei den vermutheten Ascendenten, vorkommen, werden von Manchen ohne Weiteres als Rückschläge gedeutet; von Anderen wird dem zwar widersprochen. Doch leiden manchmal beide Auffassungen an einer gewissen Willkür. Vor vielen derartigen Entscheidungen sollte meiner Meinung nach erst noch die Entwicklungsmechanik eingehends zu Rathe gezogen werden. Sie hat uns auf Grund bezüglicher Untersuchungen zu belehren, ob durch eine kleine, sozusagen zufällige Variation gleich ein ganzer Finger mehr entstehen oder fehlen kann, ob beim Fehlen des fünften Fingers der damit zum Randfinger gewordene vierte Finger zufolge der Entwicklungsmechanismen gleich die Beschaffenheit eines solchen, also des fehlenden fünften Fingers erlangt, ähnlich wie bei Graviditas extrauterina an dazu nicht bestimmter Stelle gleich eine wohlgebaute Placenta materna und Decidua entsteht; oder ob im Gegentheil derartige Aenderungen, [**25**] nach der Beschaffenheit des normalen Bildungsmechanismus zu urtheilen, so vielseitig und typisch begründet sein müssen, dass sie voraussichtlich blos entstehen können, wenn schon von den Vorfahren her das Keimplasma eine besondere Disposition dazu mitbringt.

Wenn z. B. die ältere Angabe, dass man künstlich die Bildung einer vermehrten Fingerzahl gelegentlich der Regeneration der abgeschnittenen Hand bei Tritonen veranlassen kann, sich be-

stätigte[1]), so erhielten wir dadurch einen Hinweis nicht blos auf die Natur der bezüglichen Entwicklungsmechanismen, sondern auch für die Deutung der Hyperdactylie, ebenso wie durch die Beobachtung, dass die Knochen auch in neuen Verhältnissen eine functionelle Gestalt und Structur erlangen, dass die Sehnen in Abhängigkeit von den Muskeln entstehen, die Deutung mancher Variationen dieser Organe bestimmt wird.

Drei von den bisherigen Richtungen der Anatomie bedienen sich der beschreibenden Methode; sie werden daher mit der Zeit ihr Material erschöpfen und ein Stadium der Vollendung erreichen oder ihm unter asymptotischer Näherung sehr nahe kommen; auch dio physiologische Richtung kann die gleiche Stufe erlangen.

Nur die ursächliche Richtung kann nie ihr Material erschöpfen, und nie wird ihr die Vollendung vergönnt sein; aber eben darum wird sie auch die ewig frische und ewig productive bleiben. Es ist der normale Gang der Wissenschaften, dass auf die Erforschung der „Thatsachen" die Erforschung der „Ursachen" folge. Es wird daher eine Zeit kommen, von der an dieser jetzt von Vielen gering geachtete, scheinbare Nebentrieb am Baume der anatomischen Wissenschaften zum Haupttrieb, zur Fortsetzung des Stammes werden wird. Die Entwicklungsmechanik wird alsdann einen Stamm darstellen, welcher rasch in die Höhe strebt und gegenwärtig noch nicht geahnte neue Seitenzweige treibt, deren Blätter die vier ersten Aeste in ihren Schatten nehmen und Nahrungsstoff zur Entfaltung neuer Knospen für sie bilden werden.)

Wenn das, was wir bis jetzt an causaler Erkenntniss besitzen, neben den vier anderen Richtungen in den anatomischen Unterricht aufgenommen wird, und wenn bezüglich dessen, was wir noch nicht wissen, die causale Fragestellung bei den Schülern im Colleg und besonders auf dem Secirsaale (etwa anlässlich aufgefundener Varietäten) angeregt wird, und sofern es offenkundig wird, dass auch diese Richtung bereits ihre Anerkennung findet, so werden bald Kräfte, deren

[1]) Dies ist D. Barfurth inzwischen in vorzüglicher Weise gelungen. Siehe Archiv für Entwickelungsmechanik 1894, Bd. I, Heft 1.]

Interessen auf die directe ursächliche Forschung gerichtet sind, in vermehrter Zahl diesem Zweige der Biologie sich widmen.

Es ist mir eine ehrenvolle Pflicht, an dieser Stätte dankend zu erwähnen, dass bereits Se. Excellenz der königlich preussische Cultusminister, Herr v. Gossler, dieser Richtung seine Unterstützung hat angedeihen lassen, indem er mir, einem Autor, der sich ganz zu derselben bekannt hat, zur Förderung dieses Strebens ein eigenes Institut schuf.

Indem nun Euere Excellenz mich in einen grösseren Wirkungskreis beriefen und mir dieses grosse Institut übergaben, haben Hochdieselben dieser jungen, einen neuen Weg der Erkenntniss des Organischen anbahnenden Wissenschaft somit einen weiteren Impuls gegeben; und das hochsinnige Vorgehen Euerer Excellenz wird nicht verfehlen, zur Nachfolge anzuregen und der Entwicklungsmechanik neue Kräfte zuzuführen.

Nr. 15.

Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik.

1892.

In MERKEL-BONNET's „Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte". Bd. II. 1892.

Inhalt.

	Seite
Bisherige biologische Erklärungsarten	58
Phylogenetische und ontogenetische Entwickelungsmechanik	60
Bedeutung der Entwickelungsmechanik für die Descendenzlehre:	60
Vererbung erworbener Eigenschaften	61
Assimilation als die Bedingung vererbbarer Variationen	62
Entwickelung aus inneren und äusseren Ursachen	63
Stetige und sprungweise Entwickelung	63
Freie Variationen der einzelnen Theile	64
Entwickelungsmechanische Zurückweisung einiger Einwendungen gegen die Descendenzlehre	66
Stellung der derzeitigen vergleichenden Anatomie zur Entwickelungsmechanik	69
Weiterer Nutzen der Entwickelungsmechanik	72
Specielle Aufgabe der ontogenetischen Entwickelungsmechanik	73
Persönliches Keimplasma und unpersönliches Keimplasson	73
Vorentwickelung: unpersönliche, persönliche und accessorische	74
Unzulänglichkeit causaler Schlüsse aus Beobachtungen der normalen Entwickelung	75
Wesen des Organischen	76
Morphologische Assimilation: Wesen derselben	78
Arten derselben: 1. präparative Assimilation	79
2. generative Assimilation	79
3. reparative Assimilation	79

Seite
Alloplasie . 80
Wachsthum: Arten desselben 77
1. Massenwachsthum 81
2. Blos dimensionales Wachsthum 81
Complexe Vorgänge und complexe Componenten 82
Die letzten lebensthätigen Bestandtheile der Organismen: 83
a) Letzte Elementarorganismen: 1. Automerizon 84
2. Idioplasson 85
b) Letzte Elementarorgane: 1. Autokineon 84
2. Isoplasson 84
Granula Rich. Altmann's 85
Möglichkeit der ursprünglichen successiven Entstehung des Lebens . 85
Historische Analyse der individuellen Entwickelung 86
Nächste Aufgabe . 87
Specielle Methodik der ontogenetischen Entwickelungsmechanik 87
Combination verschiedener Experimente 89
Beschränkte Anwendbarkeit des Satzes: Gleiche Wirkungen gleiche Ursachen 92
Causale Verwerthung der Merkmale höherer Ordnung 93
Constanz der Form bei Wechsel der Ursachen 93
Directe und indirecte Entwickelung 94

Literaturverzeichniss.

1. Roux, W., Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Einleitung. Zeitschrift für Biologie Bd. XXI, N. F. III, München 1885.
2. — Die Entwickelungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. Festrede. Wien 1890.
3. Dreyer, F., Ziele und Wege pathologischer Forschung, beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik. Jena 1892.
4. Driesch, H., Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie. Jena 1891.
5. Roux, W., Ueber die ersten Theilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. Anat. Anz. 1893, S. 605—609.
6. — Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig 1881.
7. — Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung. Nr. 1. Archiv f. Anat. u. Physiol. anatom. Abtheilung. 1883.
8. Eimer, S. H. Th., Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Jena, G. Fischer, 1889.
9. — Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften, nach den Gesetzen organischen Wachsens I. Theil. Jena 1888.
10. Haeckel, E., Natürliche Schöpfungsgeschichte. 8. Aufl. Berlin 1889.
11. — Anthropogenie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen. 4. Aufl. 1891.
12. Kölliker, A. v., Morphologie und Entwickelungsgeschichte des Pennatulidenstammes nebst allgemeinen Betrachtungen zur Descendenzlehre. Frankfurt 1872.

13. Weismann, A., Ueber die Vererbung. Ein Vortrag. Jena 1883.
14. — Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
15. Wolff, G., Beiträge zur Kritik der Darwin'schen Lehre. Biolog. Centralbl. 1890, Bd. X, S. 450.
16. Roux, W., Beitrag III zur Entwickelungsmechanik des Embryo: Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Theilung des Froscheies. Breslauer ärztliche Zeitschrift 1885 Nr. 6 u. f.
17. Wiesner, J., Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz. Wien 1892.
18. Altmann, R., Die Granulalehre und ihre Kritik. Archiv f. Anat. u. Physiol., anatom. Abtheil. 1893 S. 55 u. f.
19. Flemming, W., Bericht über „Zelle", in Merkel-Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte 1892 S. 43.
20. Roux, W., Kritik der Granulalehre Rich Altmann's, Verhandl. der anatom. Gesellschaft zu Wien S. 223, 1892, Jena.
21. Rauber, A., Formbildung und Formstörung in der Entwickelung von Wirbelthieren. Leipzig 1880.
22. Roux, W., Ueber die Selbstordnung der Furchungszellen. Drei Mittheilungen. Bericht des naturw.-med. Vereins zu Innsbruck, April 1893.
23. — Beitrag VII zur Entwickelungsmechanik: Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwickelungshypothesen. Merkel-Bonnet, anatom. Hefte 1893, Februarheft.
24. Bütschli, O., Ueber die Bedeutung der Entwickelungsgeschichte für die Stammesgeschichte der Thiere. Jahresber. d. Senkenberg. Ges. zu Frankfurt a. M. 1876 S. 66.
25. Roux, W., Beitrag IV zur Entwickelungsmechanik: Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes. Archiv f. mikrosk. Anatom. 1887, Bd. 29.
26. Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
27. Errera, L., Ueber Zellenformen und Seifenblasen. Tagebl. d. 60. Versammlung der Naturforscher zu Wiesbaden S. 246—248.
28. Bütschli, O., Ueber die Structur des Protoplasma's. Verhandl. d. naturhist. med. Ver. zu Heidelberg, 1889.
29. — Untersuchungen über mikrosk. Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
30. Quincke, G., Ueber Protoplasmabewegung und verwandte Erscheinungen. Tagebl. d. 62. Vers. der Naturforscher zu Heidelberg 1889.
31. Dreyer, F., Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. XXVI. Bd. N. F. XIX. Bd. 1892.
32. Roux, W., Ueber die Specification der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. Biol. Centralbl. 1893 Nr. 19.
33. — Kritisches Referat über H. Spitzer's „Beiträge zur Descendenzlehre" in: Göttinger gelehrt. Anzeiger 1886 Nr. 20 (Bemerkungen über Homologie, die Ursachen des „biogenetischen Grundgesetzes" und die Grundbedingungen der Verebbarkeit).
34. — Ueber die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei. Verhandl. d. anat. Ges. zu Würzburg, Anat. Anz. 1888.

Es ist der Wunsch der Redaction, dass künftigen Berichten über die Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Forschungen zunächst eine Einleitung über die Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik vorausgehe.

Verfasser hat sich über dieses Thema bereits wiederholt und ausführlicher geäussert, als es hier zu thun der Raum gestattet. Interessenten, welche sich genauer zu informiren wünschen, seien daher auf diese Publicationen verwiesen (1 und 2), die sich möglichst eng an das zunächst zu Erstrebende und Erreichbare halten. Auch sind die bezüglichen Erörte- [**417**] rungen der jüngsten Anhänger der Entwicklungsmechanik: H. Driesch (4) und F. Dreyer (3) dem Leser zu empfehlen.

Das Ziel der Entwicklungsmechanik der Organismen ist eine bestimmte Art der „Erklärung" der Organismen.

Es gibt in der Biologie verschiedene, theils coordinirte, theils einander superordinirte Arten der Erklärung der vorhandenen Gebilde.

Die historisch erste Art der Erklärung eines Organismus bestand in dem Nachweise der Zweckmässigkeit seiner Einrichtungen für seine eigene Erhaltung und weiterhin des Nutzens für den Menschen oder andere Lebewesen. Statt der ersteren Zweckmässigkeit sagen wir objectiver, die **Selbstnützlichkeit**, Autophelie (von αὐτός und ὠφέλεια Nutzen) des Organismus; sie ist es, welche die Dauerfähigkeit der Organismen herstellt, resp. erhöht.

Danach imponirte es dem menschlichen Geiste als Erklärung eines Organismus, wenn man darlegte, auf welche Weise, d. h. unter welchen äusseren und inneren Formwandlungen die Complicirtheit seines fertigen Zustandes nach und nach aus den einfachen Formen des befruchteten Eies sich hervorbildete. Es ist die Aufgabe der beschreibenden Entwicklungsgeschichte, dies für alle Arten der Lebewesen nachzuweisen. Das Wesen dieser Erklärung ist die beschreibende Ableitung des formal Complicirten aus dem formal Einfachen.

Die dritte Art der Erklärung sucht zunächst das Gleiche für grosse Gruppen, ja, für die Gesammtheit der Lebewesen, zu

leisten. Dabei werden die verschiedenen Lebewesen in Reihen steigender Complicirtheit und möglichst grosser Aehnlichkeit der benachbarten Glieder geordnet. Danach wurde diesen Reihen genetische Bedeutung untergelegt und somit in der Abstammung des Complicirteren von dem Einfacheren den verschiedenen Lebewesen ähnliche ursächliche Beziehung zuerkannt, wie sie in den verschiedenen Entwicklungsstadien eines Lebewesens von selber sich ausspricht.

Es wurde sodann nach den Ursachen dieser steigenden Complication in der Reihe der Lebewesen und der dabei stattfindenden typischen Ausgestaltungen in Klassen, Gattungen, Arten gesucht. Da von allen Eigenschaften der Organismen die Selbstnützlichkeit am meisten in den Vordergrund tritt und, indem sie die Einrichtung derselben beherrscht, das wesentlichste Merkmal der Organismen, die „Organisation" darstellt, so wurde bei dem Suchen nach den Entstehungsursachen der Organismen von den Begründern der Descendenzlehre mit Recht zunächst vorzugsweise die Frage behandelt, wie und wodurch complicirt Nützliches aus Einfacherem ohne Eingreifen eines zweckthätig schaffenden Wesens, also rein mechanich entstehen könne. Und Charles Darwin hat in der [**418**] besseren Erhaltungsfähigkeit des Nützlicheren im Kampfe ums Dasein ein Auslese- und Steigerungsprincip nachgewiesen, durch welches aus zufälligen Variationen die für ihre eigene Erhaltung nützlichsten erhalten bleiben. Bei diesem Nachweise wurde zugleich von vielen Eigenschaften der Organismen der bisher nicht erkannte Nutzen aufgedeckt und wohl in Folge dessen nicht genügend gewürdigt, dass noch vielerlei Organismen Artcharaktere besitzen, denen ein Nutzen für das Individuum nicht zuerkannt werden kann.

Die Variationen, aus denen die Auslese züchtet, wurden zunächst einfach als gegeben und als frei um die vorhandene Form oder Qualität als Mittellage variirend angenommen.

An diese drei Arten von Erklärung der Organismen hat sich nun eine vierte anzuschliessen; die Wissenschaft von den wirklichen Bildungsursachen, von den verae causae, den gestaltenden Kräften und deren Combinationen, denen das Organismenreich im

Ganzen und in jedem Individuum seine Entstehung verdankt: die Entwicklungsmechanik der Organismen.

Das Ziel dieser Wissenschaft ist die Ermittelung der ganzen Reihe nächster, naher und entfernter, resp. specieller und allgemeiner Ursachen jedes organischen Bildungs- und Erhaltungsvorganges, einerlei, ob es sich um progressive oder regressive Bildungen oder sogenannte blosse Umbildungen handelt. Je nach der Definition von Ursache oder Kraft erhält die specielle Definition dieses Zieles eine andere Fassung, womit aber practisch nichts gefördert wird; es sei daher an dieser Stelle davon abgesehen, solche anderweit (Nr. 13 und 14) bereits angedeuteten Fassungen zu reproduciren[1]).

Die Entwicklungsmechanik der Organismen zerfällt in eine ontogenetische und phylogenetische Entwicklungsmechanik. Beide Theile fügen sich später einer durch sie exacter begründeten Descendenzlehre als wesentliche Glieder ein.

Zunächst wird der ontogenetische Theil lange Zeit fast ausschliesslich zu pflegen sein. Wenn dieser Theil schon sehr weit ausgebildet ist, dann wird von ihm aus auch ein Schimmer der Aufhellung auf die Ursachen der Phylogenese fallen, und damit dieser zweite Theil eine, wenn auch wohl immer noch sehr hypothetische Grundlage gewinnen.

Diese an sich geringe Hoffnung scheint vielleicht noch vermessen. Und doch hoffe ich mit einiger Berechtigung diese Worte zu sprechen. Denn schon gegenwärtig kann, wie mir scheint, die entwickelungsmechanische Denkweise aufklärend, mindestens mildernd in den Widerstreit der verschiedenen Richtungen der „Descendenzlehre" eingreifen, blos mit dem Wenigen, was wir bereits erkannt haben; besonders aber durch die klare [**419**] Vorstellung dessen, was uns an entwickelungsmechanischen Kenntnissen fehlt. Es sei dies etwas im Einzelnen dargelegt.

Es sind vier Hauptfragen, über welche die Anhänger der Descendenzlehre uneins sind:

[1]) Dieselben finden sich methodisch erörtert in der „Einleitung" des Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. I, 1894.]

1. Giebt es Vererbung sogenannter „erworbener" Eigenschaften, das heisst: giebt es Uebertragung von Eigenschaften, welche durch äusserliche Einwirkungen auf den Personaltheil des Individuums an diesem Theil aufgetreten sind, also nach A. WEISMANN somatogener Eigenschaften, auf den in den Personaltheil eingeschlossenen Germinaltheil? Wenn dies der Fall wäre, so müssten 1. die vom Personaltheil erworbenen Eigenschaften nicht blos auf das Keimplasma übertragen, sondern 2. zugleich auch aus dem entwickelten Zustande zurück in den unentwickelten, dem Keimplasma adäquaten Zustand verwandelt, also implicirt oder involvirt werden (s. ROUX im Jahresber. v. HOFMANN u. SCHWALBE 1881 S. 396).

Oder beruhen im Gegentheil nach A. WEISMANN (13 u. 14) alle vererbbaren Eigenschaften nur auf blastogenen Veränderungen, also auf primären Veränderungen des Keimplasson (s. S. 73), welches sich continuirlich, d. h. ohne an der Differenzirung des Personaltheiles im Geringsten theilzunehmen, von einem Individuum auf das andere überträgt? Alsdann müssen neue Eigenschaften z. B. an dem Vater nur früher entwickelt und daher auch früher erkennbar werden als an dem später zur Entwickelung gelangenden Stücke desselben Keimplasma, aus dem der Sohn und die Tochter, welche somit richtiger als die jüngeren Geschwister (resp. gewöhnlich als Stiefgeschwister) des Vaters und der Mutter zu bezeichnen sind, hervorgehen.

Diese Alternative sei hier nicht discutirt, sondern blos berührt. Für denjenigen, der sich die Grösse des Räthsels der angeblichen Uebertragung von Veränderungen des Personaltheiles auf den Germinaltheil vorgestellt hat, ist die von WEISMANN sorgfältig begründete und neben ihm auch von OWEN, BÜTSCHLI (23), GALTON, M. NUSSBAUM, JUL. SACHS u. A. angebahnte Theorie von der Continuität des Keimplasma die Erlösung von einem auf unserem Erkenntnissvermögen lastenden Alp, die Befreiung von zwei der schwierigsten entwickelungsmechanischen Problemen von Problemen, welche viel schwerer lösbar erscheinen als das der Entstehung des Zweckmässigen ohne zweckthätiges Wirken. [Es sind die oben angedeuteten Probleme: der Uebertragung (Translatio) formaler und bestimmt localisirter Eigenschaften vom Elter auf den in ihm lebenden Keim und der

gleichzeitig nöthigen Zurückverwandlung (Implication) aus dem entwickelten in den unentwickelten Zustand. Letztere müsste um so nöthiger und grösser sein, je grösser der Antheil der Epigenesis (s. S. 6) an der individuellen Entwickelung ist.]

Als nach Erkenntniss strebende Wesen werden wir dringend wünschen, dass sich dieses Fundament von der Theorie der Continuität des Keimplasson immer mehr bewahrheiten möge. Nehmen wir im Interesse der Einfachheit der weiteren, hier blos flüchtigen, nicht nach Vollständigkeit strebenden bezüglichen Darstellung wegen diese Ansicht als vollkommen gesichert an.

[**420**] 2. Die zweite Differenz betrifft die „Entstehung" vererbbarer Variationen des Keimplasma. Vererbbar können nach meiner Auffassung nur solche Variationen des Keimplasson sein, welche zugleich vollkommen „assimilationsfähig" sind (s. hierfür und bezüglich des folgenden: Roux in Hermann u. Schwalbe, Jahresber. d. Anat. u. Physiol. 1887, S 540 u. 528 u. I. Nr. 6 S. 807). Die strittige Alternative ist nun: Sind vererbbare Variationen des Keimplasma stets nur durch äussere Einwirkungen auf dasselbe oder ausschliesslich resp. gelegentlich ohne solche Einwirkungen, also aus inneren Ursachen, somit durch Selbstdifferenzirung desselben entstanden?

Wer verfügt zur Zeit über genügende sachliche Gründe, um eine dieser beiden Ansichten mit Sicherheit ausschliessen zu können? Niemand!

Warum sollen nicht einmal oder einigemal in frühester, früher und späterer Zeit des Organismenreiches, wenn einmal assimilationsfähige Variationen entstehen konnten, auch äussere Einwirkungen solche Keimplasmavariationen veranlasst haben und warum nicht gar solche, welche nicht blos eine einmalige Aenderung darstellten, sondern Variationen, nach denen auf die erste, von aussen veranlasste Aenderung zufolge dadurch entstandener innerer Eigenschaften eine ganze Folge von Aenderungen sich anschloss? Das Keimplasson ist ja seinem Wesen nach „Selbstdifferenzirungssubstanz". Welche uns bekannten Gründe zwingen weiterhin etwa zu der Annahme, dass diese Selbstdifferenzirung stets eine individuelle, blos auf ein Individuum (oder bei Doppelbildung auf

zwei Individuen) hin angelegt sein könne, stets mit Personalisation des Keimplasson (s. S. 73) verbunden sein müsse; dass das Keimplasson nicht aus gleichfalls in ihm liegenden Kräften sich verändern könne, ohne sich dabei zugleich zu individualisiren, d. h. ohne dabei Specialtheile eines Einzelwesens anzulegen, also ohne dabei seine Eigenschaft als Keimplasson einzubüssen?

Bei solchem immanenten mechanischen Veränderungsvermögen kann durch nicht ganz gleichzeitiges Auftreten dieser Selbstveränderung bei den Nachkommen des ersten Trägers des durch äussere Einwirkung dazu disponirten oder durch Selbstdifferenzirung alterirten Keimplasson eine Veränderung, eine neue Eigenschaft der Individuen an einzelnen Thieren früher, an anderen später auftreten und so nach Eimer (8) allmählich sich ausbreiten und successive ein Artcharakteristicum werden, ohne dass man in Folge dieser Thatsache genöthigt ist, mit diesem Autor eine Vererbung vom Personaltheil erworbener Eigenschaften anzunehmen.

Es ist ferner vorläufig nicht auszuschliessen, dass sogar Keimplassonvariationen entstanden, welche aus inneren Ursachen nicht blos eine einzige, sondern gleichzeitig mehrere nützliche Variationen hervorbringen konnten; ja es ist sogar Keimplasson denkbar, welches zufällig geradezu befähigt war, mehrere dauerfähige Variationen nach einander her- [**421**] vorzubringen, unter Einwirkung mehr blos auslösender als direct differenzirender äusserer Einwirkungen.

Was die Grösse dieser vererbbaren Variationen des Keimplasson angeht, so liegen keine sicheren sachlichen Gründe dafür vor, dass stets nur solche Variationen des Keimplasson assimilationsfähig, also vererbbar gewesen wären, welche blos kleine Veränderungen des entwickelten Individuums bedingen, wenn schon diese vermuthlich die weitaus häufigeren gewesen sein werden; immerhin muss eine sogenannte sprungweise Veränderung der Nachkommen als möglich bezeichnet werden; und in Verbindung mit sogleich zu erörternden weiteren Principien kann daraus auch eine sprungweise Differenzirung des Organismenreiches abgeleitet werden. Es wären nur wenige im Laufe der Aeonen der organischen Vorzeit

vorgekommene solche Sprünge nöthig gewesen, um die Entstehung der Hauptthierstämme erheblich zu erleichtern.

Es ist nicht nachgewiesen worden, dass die Entwickelung des Organismenreiches eine stetige, und daher nur mit kleinen Verbesserungen fortschreitende war; vielmehr ist es nicht unmöglich, dass im Laufe der Aeonen einigemale Variationen von gleichzeitiger, so mannigfacher Nützlichkeit vorgekommen sind, dass ihr zufälliges Auftreten rechnerisch geradezu als ausserordentlich wenig wahrscheinlich bezeichnet werden muss. Ebenso ist es umgekehrt möglich, ja wahrscheinlich, dass wiederholt vollkommen Dauerfähiges dadurch aus der Reihe der Lebenden eliminirt worden ist, dass das Keimplasson sich in pejus veränderte [worauf schon die Geschichte mancher Adels- und Fürstenfamilien hinweist].

Daran schliesst sich die weitere Streitfrage: sind die durch äussere oder innere Ursachen bedingten Variationen des Keimplasson der Art „frei", dass jeder Theil des entwickelten Individuums um seine derzeitige Norm als Mittellage stets nach allen Seiten hin, also auch nach der Seite des Nützlichen und Schädlichen gleich leicht variirt; oder sind zufolge der Erhaltungs- und Variationsmechanismen des Keimplasson diese Variationen zu verschiedenen Zeiten zufällig nach irgend einer Richtung leichter möglich als nach der anderen? (s. I S. 116.)

Wer vermag darüber etwas Bestimmtes zu sagen? Wenn letzteres der Fall ist, kann dies gelegentlich zufällig auch nach der Seite der Nützlichkeit hin geschehen, so dass einige schwierige Stufen, auf denen viele Organe gleichzeitig in nützlicher Weise vererbbar variiren mussten, wie beim Uebergang vom Wasser- zum Land- (Luft-) Leben überschritten werden konnten. Und es kann Aeonen gedauert haben, bis zu diesem Schritte sich die günstigen Bedingungen gefunden haben (s. I S. 124).

Sind ferner die assimilationsfähigen Keimplasmavariationen auch in der Art „frei", dass jeder kleine Theil des „entwickelten" Indivi- [**422**] duums für sich allein vollkommen unabhängig von allen anderen entwickelten Theilen variiren kann, oder müssen bei Variationen von Theilen des Keimplasson

zufolge correlativer Entwickelungsmechanismen stets Veränderungen vieler entwickelter Theile gleichzeitig vorkommen? Ersteres könnte nur dann das alleinige sein, wenn die kleinsten selbständig variablen Theilchen des entwickelten Individuum alle auch ganz selbstständig, ganz unabhängig von den anderen, aus besonderen Theilchen des Eies, also rein durch Selbstdifferenzirung sich entwickelten, wie es WEISMANN annimmt; resp. es könnte ersteres nur soweit vorkommen, als dieses letztere der Fall ist. Wir können jedoch von keinem erkennbar variirten Körpertheile behaupten, dass er sich vollkommen selbstständig vom Keimplasma aus verändert habe; denn die ursächlich damit verknüpften Veränderungen anderer Theile können der Art sein, dass wir sie nicht erkennen können. Unsere specielle entwickelungsmechanische Einsicht ist zu solchem Urtheil noch viel zu gering.

Es kann aber andererseits wohl als sicher angenommen werden, dass die Annahme solcher Selbstvariationen einzelner entwickelter Theile nicht allgemein richtig ist, schon in Rücksicht auf die von DARWIN betonten, von mir erklärten und unter dem Namen der functionellen Anpassung zusammengefassten Thatsachen (s. Nr. 4 u. 7), welche auf functionell vermittelten gestaltenden Correlationen beruhen, um hier von vielen anderen, noch weniger bekannten, aber nothwendigerweise z. B. bei der Regeneration anzunehmenden differenzirenden Correlationen ganz abzusehen (s. Nr. 28).

Wenn es aber, woran wohl nicht zu zweifeln ist, gestaltende, per continuitatem et contiguitatem vermittelte Correlationen unter grösseren, nebeneinander liegenden und auch unter nicht unmittelbar nebeneinander liegenden Theilen des Keimplasma giebt, dann müssen mit der Variation eines Theiles des entwickelten Individuums einige oder viele andere Theile desselben zugleich variiren; es kann also erstens, wie schon DARWIN hervorhebt, eine neue nützliche Eigenschaft mit der Bildung anderer nicht nützlicher fest verknüpft sein. Wenn erstere sich im Kampfe bewährt, so werden die letzteren unnützen miterhalten werden, sofern sie nicht geradezu so schädlich sind, dass sie den Nutzen des Ersteren aufwiegen und damit die Erhaltung des ganzen Veränderungscomplexes aufheben. Zweitens können

gelegentlich so vielfache nützliche und unnütze Veränderungen des fertigen Organismus zugleich aufgetreten sein, dass sie die Grundlage eines neuen Stammes, einer neuen Klasse, Ordnung, Gattung, Art wurden.

Ueber all diese Eventualitäten haben wir meiner Meinung nach zur Zeit noch kein bestimmtes Urtheil trotz der mannigfachen bereits für und [**423**] wider angeführten Gründe; wir können keine Eventualität entschieden zurückweisen und von keiner behaupten, sie sei die einzig mögliche.

Es entspricht also die schroffe Betonung der Verschiedenheiten in den Auffassungen Haeckel's (10 und 11), von Kölliker's (12), Weismann's (13), Eimer's (8 und 9) u. a. nicht dem wirklichen Stande unseres Wissens; sondern das Urtheil über Wahrheit und Irrthum ist bezüglich dieser Fragen auf ausserordentlich lange Zeiten hinaus zu vertagen, nämlich bis die Entwickelungsmechanik soweit ausgebildet ist, dass wir einen tiefen Einblick nicht blos in die Mechanismen der Bildung der Individuen aus dem Keimplasma, sondern auch in die Mechanismen der Keimplasma-Variationen gewonnen haben. Dann erst werden wir auf Grund dieser Kenntnisse oder Wahrscheinlichkeiten einen freilich immer noch sehr unsicheren, Rückschluss auf das Geschehen in früheren Aeonen machen können. Es ist wohl zu vermuthen, dass alle die genannten Modi bei der Entstehung des Organismenreiches gelegentlich betheiligt gewesen sind, jedenfalls schliesst das Vorkommen eines dieser Geschehnisse das frühere oder spätere Vorkommen des anderen nicht aus.

Auf unzureichender Einsicht sowohl in die Bedeutung der Entwickelungsmechanik überhaupt, als in den Antheil, welchen differenzirende Correlationen an der individuellen Entwicklung nehmen, beruht eine Summe von Einwendungen, die von G. Wolff (14) gegen die Selectionstheorie erhoben worden sind, mit denen er diese Theorie definitiv als unrichtig erwiesen zu haben glaubt.

Diese Einwendungen sind anscheinend mit grossem Scharfsinne aufgespürt, classificirt und begründet, entbehren aber gleichwohl

meiner Meinung nach durchaus der ihnen zugeschriebenen widerlegenden Kraft.

G. Wolff behauptet, alle Gebilde, die an demselben Organismus zwei- und mehrfach vorhanden und einander gleich sind (z. B. Augen, sowie Schuppen, Federn symmetrisch gleicher Lagerung etc.), spotten der Erklärung durch die Selectionstheorie, weil sie immer in gleicher Weise variirt haben müssen, also keine freien Variationen, sondern schon ein gesetzmässiges Gebundensein voraussetzen. Wolff scheint bei diesen Folgerungen nicht bedacht zu haben, dass die primären Variationen nicht die Augen, Schuppen etc. als solche, sondern das Keimplasma betreffen; sollte er dies Moment berücksichtigt haben, so muss er bei seiner Auffassung als selbstverständlich angenommen haben, dass jedes entwickelte Einzelgebilde schon im Keimplasson selbstständig vorhanden sei und selbstständig variire, was wie oben erwähnt, nicht zutreffend, mindestens nicht bewiesen ist. Aus den gemeinsamen Variationen mehrerer entwickelter gleicher Theile können [**424**] wir blos auf ein enges entwickelungsmechanisches Verknüpftsein der virtuellen Vorstufen dieser vielleicht überhaupt erst später gegliederten Bildungen schliessen. Im noch nicht personellen „Keimplasson“ ist die Anlage der Theile der Individuen z. B. mit ihrer späteren Symmetrie irgendwie potentia enthalten; wir können aber nicht einmal behaupten, dass die späteren symmetrischen Theile schon im persönlichen „Keimplasma“ als gesonderte Gebilde vorhanden sind; das Gleiche gilt von den einzelnen Schuppen etc.

Ferner meint G. Wolff: „Die Variirung einer Zelle zur Muskelzelle konnte nichts nützen, sofern nicht zugleich eine andere Zelle sich zur Nervenzelle differenzirte; die Entwickelung des Auges nützte nichts, wenn nicht mit ihr die Entwickelung eines Sehcentrums Hand in Hand ginge“; es müsse also auf die Freiheit der Variationen der einzelnen Theile dabei verzichtet werden. Dies ist richtig; dies dürfen, ja müssen wir aber auch. Die Freiheit der Variation jedes einzelnen Theiles ist eine willkürliche, theilweise bereits als unzutreffend erkannte entwickelungsmechanische Annahme, die auf der weiteren, ohne Beweis als sicher angenommenen Annahme beruht, dass alle Theile des entwickelten Individuums rein durch

Selbstdifferenzirung aus einzelnen Theilen des Eies hervorgingen, dass die individuelle Entwickelung eine Evolution wäre (s. S. 5).

Da die Placenta von Mutter und Kind gemeinsam gebildet wird, so muss nach WOLFF zu einer bestimmten Veränderung des Uterus immer eine gleichzeitige Veränderung des Eies postulirt werden. In diesem Falle kennen wir jedoch schon den entwickelungsmechanischen Zusammenhang, wenn auch nur wenig, so doch genügend, um diesen Einwand direct zurückweisen zu können; wir sehen, dass eine functionell zureichende Placenta auch entsteht, wenn das Ei nicht im Uterus, sondern in der Bauchhöhle an irgend einer Stelle sich entwickelt, und schliessen daraus, dass der mütterliche Antheil an der Placentarbildung vom Ei aus veranlasst wird, dass die Placenta materna nicht durch reine Selbstdifferenzirung von Theilen der Mutter entsteht, sondern dass ihre Bildung als abhängige Differenzirung vom Ei, von den Chorionzotten aus angeregt wird.

Beziehungen von Theilen eines Organismus zu Theilen eines andern Organismus, wie die Beziehungen zwischen beiderlei Geschlechtsorganen, z. B. des Penis zur Vagina, bieten gleichfalls keine unlösbare Schwierigkeit dar, da sie dadurch vermittelt sein können, dass diese beiderlei Individuen ursprünglich in demselben Keimplasma gemeinsam potentia enthalten sind.

WEISMANN's Ableitung der Rückbildung nicht mehr nöthiger Organe durch Wegfall der sie brauchbar erhaltenden Naturzüchtung verwirft WOLFF auf Grund einer Rechnung, in der er annimmt, dass von 2n Individuen blos wenige untergehen. Von den oft über [**425**] Tausend befruchteten Eiern eines Froschweibchens erreichen aber im Gegentheile oft kaum drei bis vier die Stufe der Geschlechtsreife; die Auslese ist also hier eine überaus grosse und kann daher wohl auch die von WEISMANN angenommene Wirkung haben. Es müsste festgestellt werden, ob derartige Rückbildungen blos bei Arten mit so grosser Naturauslese vorkommen[1]).

[1]) Das heisst mit anderen Worten: Nicht mehr gebrauchte und daher nicht mehr durch Naturauslese auf ihrer Höhe erhaltene Organe werden bei sehr starkem Kampfe um's Dasein, bei welchem blos Thätiges bestehen kann, als Theile, welche Nahrung verbrauchen und den Organismus belasten ohne ihm zu nützen, direct weg-

Auch die anderen jüngsten Opponenten des Darwinismus, F. Dreyer (3, S. 76) und H. Driesch (5, S. 57) urteilen zu leicht über die Selectionstheorie ab; sie erheben wieder den alten angeblichen Einwand, dass die Selection kein activ gestaltendes, sondern blos ein Ausleseprincip ist, und unterschätzen daneben die summirenden Wirkungen dieser Auslese aus Variationen, die durch der Entwickelungsmechanik zugehörende, erst durch lange Forschungsarbeit allmählich ermittelbare Gestaltungsprincipien hervorgebracht worden sind (s. auch Nr. 33).

Da die vergleichenden Anatomen, mit Ausnahme weniger, die Entwickelungsmechanik so gering achten, dass sie dieselbe vollkommen ignoriren, oder wie Häckel direct für überflüssig erklären, so sei, obschon dies bereits aus dem Vorstehenden hervorgeht, noch besonders darauf hingewiesen, dass die Grundannahmen, von denen die vergleichend anatomischen Untersuchungen auszugehen pflegen, in ihrem Wesen auf, ihren Autoren vermuthlich

gezüchtet, denn ceteris paribus werden Thiere, welche diesen nutzlosen Ballast nicht haben, in diesem Kampfe leichter erhalten bleiben.

G. Wolff bemerkt hierzu (biol. Centralblatt 1894 S. 612): „Was soll man dazu sagen, wenn W. Roux die Weismann'sche Ableitung der Rückbildungen durch Wegfall der Selection mit der Bemerkung vertheidigt, dass „„die Auslese““ (deren Fehlen ja die betreffende Wirkung hervorbringen soll) hier eine überaus grosse ist und daher wohl die von Weismann angenommene Wirkung haben kann“.

W. erkennt also nicht, dass nicht diejenige Auslese, welche fehlt, sondern eine ganz andere Auslese nach Wegfall dieser das Züchtende ist.

Dies Beispiel bezeichnet in fast typischer Weise die leichte Art, wie ein Theil der jungen Generation mit den Argumenten für Darwin umgeht, um daraufhin die Selectionslehre für widerlegt zu bezeichnen. Das ist nicht die Art, auf welche man der Natur ihre Geheimnisse abgewinnt.

Die oben erwähnte Möglichkeit, dass beide Augen, wenn die Bedingung ihrer Entstehung im Keimplasma oder gar im Keimplasson noch eine einheitliche ist, — und da im noch unpersönlichen Keimplasson sogar die späteren zahllosen persönlichen Samenkörper oder Eier noch nicht einmal gesondert, sondern blos virtuell vorhanden sein können, ist dies Geringere wohl erst recht annehmbar — dann auch gemeinsam variiren können, erscheint dem genannten Autor ein „verwerfliches Versteckspiel“, während er dagegen aus der Thatsache solcher gemeinsamer Variationen ihre „Unerklärbarkeit“ durch die Principien der Selectionslehre ableitet.

Derselbe Autor führt als eigene neue Ansicht an, dass die „zweckmässige Anpassung das ist, was den Organismus zum Organismus macht“, ein Gedanke, der soweit er durch Thatsachen gestützt ist, von mir in Nr. 4 behandelt ist, wo die Selbstregulation (besonders die morphologische, durch die functionelle Anpassung dargestellte Selbstregulation) als eine der das Wesen des Organischen ausmachenden Eigenschaften dargethan wird (s. auch S. 77).]

unbewussten, entwickelungsmechanischen Voraussetzungen beruhen.

Die vergleichende Anatomie nimmt immer zunächst an, dass die untersuchten Organe oder Organismen phylogenetisch nur unter allmählichen formalen Aenderungen, also durch continuirliche, nicht sprungweise Formwandlung der entwickelten Theile aus früheren hervorgegangen seien; dies setzt aber voraus, dass die Entwickelungsmechanismen dieser Bildungen und die Variationen dieser Mechanismen in ganz bestimmter Weise beschränkte sind, sodass ihre Endproducte sich formal immer blos wenig auf einmal verändern.

Indem dieselbe Annahme für jedes einzelne Organ gemacht wird, wird weiterhin vorausgesetzt, dass entweder jedes Organ selbstständig sich entwickeln und daher auch selbstständig in der eben erwähnten Weise variiren könne oder dass kleine Variationen des einen Organes auch nur kleine formale Variationen jedes anderen, mit ihm in gestaltenden Correlationen stehenden Organes veranlassen.

Als specielle Consequenz der ersten Annahme wird ferner zunächst immer angenommen, dass analoge Theile desselben Individuums oder analoge Theile der Individuen verschiedener Arten und Gattungen desselben Thierstammes durch Variationen ursprünglich homologer Theile entstanden seien, eine Annahme, welche die Entstehung später einander gleicher Gebilde aus ursprünglich ungleichen Theilen auszuschliessen strebt und somit gleichfalls bereits bestimmte Beschränkungen der uns noch unbekannten bezüglichen Entwickelungsmechanismen postulirt.

Es wird lange währen, bis wir die entwickelungsmechanischen Ursachen dieser vergleichend anatomischen Annahmen aufgefunden haben werden; immer aber müssen letztere, so weit sie sich bewahrheiten, auf solchen Ursachen beruhen. Schon aus diesem Grunde hat die vergleichende Anatomie Veranlassung, mit der Entwickelungsmechanik Fühlung zu nehmen. Die vergleichende Anatomie ist aber ausserdem bereits an einem Punkte angelangt, an dem sich diese ihre bisherigen Grundannahmen mehr und mehr als nicht ausreichend zu erweisen begonnen haben, und von dem an sie zu weiterem Ver-

ständniss der Formwandlungen nun direct entwickelungsmechanischer Einsicht bedarf (s. S. 51).

Wenn wir dem Gang des Entwickelungsgeschehens des Organismenreiches folgen, wie er sich nach WEISMANN's oben erwähnter Theorie darstellt, so handelt es sich primär immer um Variationen des Keimplasma, welche ihrerseits zumeist nur klein sein werden. Die Entwickelungsmechanik wird uns nun zu lehren haben, in welchen speciellen Fällen diese kleinen Aenderungen des Keimplasma auch nur kleine Aenderungen des aus ihm Entwickelten zur Folge haben, unter welchen Verhältnissen dagegen sie grosse Veränderungen des letzteren, wie z. B. plötzliche Vermehrung der Zahl ganzer Organe oder Organcomplexe veranlassen können.

Andererseits aber wird die Entwickelungsmechanik sich kein Hilfsmittel entgehen lassen dürfen und daher auch aus den bereits ermittelten Thatsachen der vergleichenden Anatomie, z. B. aus den wirklich sehr häufig blos allmählichen Formwandlungen der entwickelten Theile während der Phylogenese, sowie aus den Thatsachen des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes Rückschlüsse auf die Natur der Entwickelungsmechanismen zu ziehen sich bestreben (s. Nr. 6, S. 801—804).

Die ablehnende Haltung der Descendenztheoretiker und vergleichenden Anatomen gegen die Entwickelungsmechanik beruht auf der Annahme, dass das sogenannte biogenetische Grundgesetz allein schon eine genügende Erklärung der embryonalen Bildungen darstelle, und dass in Folge dessen jede weitere directe Ableitung dieser Formen überflüssig sei.

Diese besonders von HAECKEL[1]) und manchem seiner Schüler vertretene Auffassung beruht meiner Meinung nach auf einer Verwechselung der Leistungen zweier ganz verschiedener Erklärungsprincipien.

Das biogenetische Grundgesetz ist blos der Ausdruck der Wiederholung von typischen Bildungen; es sagt jedoch nichts aus über die Kräfte, welche diese Wiederholung vollziehen. Ohne diese [**427**] Kräfte kann aber überhaupt nichts geschehen. Es ist

[1]) Anthropogenie, 4. Aufl. 1891.

nicht recht verständlich, dass es nicht ein erstrebenswerthes Ziel sein soll, diese Kräfte und ihre speciellen Wirkungsweisen zu erforschen.

Dagegen kann es den vergleichenden Anatomen gleichgültig sein, ob diese typischen Bildungen durch typische Zelltheilungen und Zellordnungen unter Selbstdifferenzirung einzelner Zellcomplexe erfolgen oder ob mannigfache Correlationen, z. B. Massencorrelationen unter Druck, Zug oder Spannung der Blutsäule etc. bei ihrer Herstellung betheiligt sind, wenn sie nur sicher hervorgebracht werden.

Zu letzterem gehört aber, dass diese gestaltenden Kräfte selber typisch normirte sind; inconstanten, mehr zufälligen und daher variablen Wirkungen kann dagegen bei diesen Gestaltungen nur ein entsprechend untergeordneter Antheil zukommen: eine Bedingung, die allerdings in manchen jetzigen entwickelungsmechanischen Ableitungen nicht genügend berücksichtigt wird.

Wird somit der Entwickelungsmechanik nach längerer Pflege dereinst eine grosse Bedeutung für die Descendenzlehre zukommen, so wird ein Aehnliches zweifellos auch für manche Gebiete der Pathologie und Therapie der Fall sein:

Wenn wir die normalen Gestaltungs- und Erhaltungscorrelationen der Theile des Organismus untereinander kennen, und ebenso, wenn wir wissen werden, welche Zellcomplexe sich selbstständig, unabhängig von anderen entwickeln, so wird dies schon für die Auffassung, eventuell auch für die Behandlung mancher pathologischer Vorgänge von Bedeutung sein; noch mehr wird dies der Fall sein, wenn wir die wirklichen Ursachen der Gewebsleistungen: des Wachsthums und der qualitativen Differenzirung etc. kennen; denn damit werden wir auch der Möglichkeit, diese Vorgänge vielleicht zu beeinflussen, erheblich näher gerückt sein, wenn schon die modernen Thatsachen der Pathologie uns diese Zellvorgänge als so sehr in sich fest geschlossen kennen gelehrt haben, dass sie selbst bei pathologischen Störungen fast nur quantitativ alterirt werden; aber eben deshalb werden wir auch nicht benöthigen, sie zu Heilzwecken erheblich qualitativ zu beeinflussen.

Die grösste Befriedigung wird aber unser Erkenntnisstrieb an sich ohne Rücksicht auf einen „Nutzen“ nach anderer Seite hin durch die fortschreitende Einsicht in die Ursachen der organischen Entwickelung gewinnen.

Der phylogenetischen Entwickelungsmechanik hat, wie wir oben sahen, eine sehr lange Periode der Pflege der ontogenetischen Entwickelungsmechanik vorauszugehen.

[**428**] Unser gegenwärtiges Bestreben richtet sich daher nur auf die Ermittelung der Mechanismen der individuellen Entwickelung.

Dabei werden die Keimplasmata, Ei und Spermatosoma mit allen ihren im Laufe der Phylogenese entstandenen Eigenschaften als gegeben angenommen. Wenn wir dem Gange des ontogenetischen Geschehens folgen müssten, so wäre es nächste Aufgabe der Entwickelungsmechanik, die Eigenschaften dieser Keimstoffe vollkommen zu erforschen und aus ihnen unter Berücksichtigung der hinzukommenden äusseren Momente, alle Entwickelungsvorgänge der Ontogenesis abzuleiten. Doch würden wir auf diesem Wege nicht vorwärts kommen.

Andererseits kann aber noch mehr gefordert werden, wenn wir die individuelle Entwickelung vollkommen ermitteln wollen; denn dazu ist es nöthig, dass wir nicht erst mit dem fertig gebildeten Ei und Samenkörper unsere Forschung beginnen, sondern auch die Entstehung dieser beiden aus dem noch indifferenten Keimstoff verfolgen.

Das Keimplasson, welches bei der Entwickelung des Individuums reservirt wird und welches die Matrix der Oogonien und Spermatogonien darstellt, ist vielleicht überhaupt noch nicht auf einzelne Wesen angelegt und kann daher als **„unpersönlicher Keimstoff“**, als **„Keimplasson“** im eigentlichen oder engeren Sinne (als keimbildender Stoff oder Keimbildungsstoff, von *πλάσσον*, bildend) bezeichnet werden. Ei und Samen dagegen sind ihrem Haupttheil nach sicher bereits auf die Bildung von Einzelwesen angelegte Keime, also gebildete Keime, Keimplasmata (von *τὸ πλάσμα*, das Gebildete). Alle die Bildungsstufen, die von dem hypothetischen Stadium des unpersönlichen Keimplasson zur Herstellung des persönlichen oder individuellen Keimplasma zu durchlaufen sind, gehören also mit zur individuellen, aber bei den geschlechtlich sich vermehrenden Wesen in zwei getrennten

Bahnen verlaufenden, Entwickelung. Solches unpersönliche Keimplasson kann es jedoch blos geben, wenn die individuelle Entwickelung nur von sehr wenigen Theilen durch Wechselwirkung derselben aufeinander ausgeht [also unter Epigenesis in meinem Sinne (s. S. 5) sich vollzieht]; nicht aber, wenn nach Weismann im Keimplasma schon, den einzelnen entwickelten Körpertheilen entsprechend viele, besondere Theile vorhanden sind [und die individuelle Entwickelung daher in Evolution besteht].

Ich habe alle Entwickelungsvorgänge, die von dem Stadium des ungegliederten Keimplasson bis zur Reife des einzelnen Eies und Samenkörpers vor sich gehen, unter dem Namen **ontogenetische Vorentwickelung** zusammengefasst.

Soweit die hierbei entstandenen Bildungen auf das spätere Individuum unverändert übertragen werden (z. B. die durch die telolecithale Anordnung der Eisubstanzen gegebene dorsiventrale Richtung des Froschembryo) oder soweit sie Vorstufen späterer individueller Bildungen darstellen, sind sie als Bildungen der individuellen oder persönlichen Vorentwickelung zu bezeichnen. Ihnen gehen vielleicht noch allgemeinere, nicht auf ein einziges Individuum angelegte Veränderungen des Keimplasson voraus, welche alsdann eine unpersönliche Vorentwickelung darstellen. Die individuelle Vorentwickelung ist vielfach begleitet von Vorgängen, deren Producte blos für die vorübergehende Sonderexistenz der Fortpflanzungskörper, sowie eventuell für den Mechanismus der Copulation nöthig sind; diesen Theil der Vorentwickelung habe ich als accessorische Vorentwickelung bezeichnet (s. Nr. 20, S. 2 und Hermann und Schwalbe, Jahresbericht der Anat. u. Physiol. 1887, S. 536).

Es ist Aufgabe der ontogenetischen Entwickelungsmechanik, auch alle diese Vorgänge der individuellen Vorentwickelung zu erforschen; ebenso wie es Aufgabe der phylogenetischen Entwickelungsmechanik wäre, die Vorgänge der phylogenetischen Vorentwickelung, der Bildung des Keimplasson resp. Keimplasma auf dem Wege der Entwickelung des ganzen Organismenreiches vom Anfang des Organischen an bis zur Herstellung des Keimplasson der jetzt lebenden Organismen zu ermitteln, wenn dies möglich wäre.

Nach der Anzahl der bereits über ursächliche Verhältnisse der individuellen Entwickelung vorliegenden Angaben wäre die Entwickelungsmechanik eine der am meisten gepflegten Wissenschaften und selber bereits auf einer hohen Stufe der Entwickelung; denn die Forscher auf dem Gebiete der beschreibenden Entwickelungsgeschichte haben über die Entstehung vieler formaler Bildungen schon recht bestimmte Urtheile ausgesprochen. Doch diesen Urtheilen fehlt fast ausnahmslos eine genügende sachliche Begründung; es fehlen die „Beweise“ für die Richtigkeit gerade dieser speciellen Auffassung; wie denn mit den descriptiven Forschungsmethoden an normalen Objecten „sichere“ Beweise für ursächliche Zusammenhänge überhaupt „nicht“ erbracht werden können.

Es wird übersehen, dass aus constanten Beziehungen zwischen normalen Erscheinungen oder Vorgängen über die vermittelnde Ursache dieser Constanz deshalb keine sicheren Schlüsse gezogen werden können, weil wir die Complicirtheit der normalen Wechselwirkungen noch nicht annähernd übersehen können[1]).

Wenn wir zur Zeit unser Augenmerk auf einen constanten Begleiter eines Vorganges richten und in ihm die Ursache des letzteren erblicken, können wir fast sicher sein, dass ausser ihm noch mehrere Factoren da sind, die wir nur nicht wahrgenommen haben. Es verräth wenig Einsicht in die Vorgänge der Natur, den augenfälligsten, zuerst bemerkten Begleitungsumstand auch für den wesentlichen, ursächlichen zu halten.

[**430**] Die causalen Forscher würden einen Umweg einschlagen und sich selber ein Armuthszeugniss ausstellen, wenn sie ihr Werk damit anfangen wollten, diese mannigfachen nicht bewiesenen Aussprüche descriptiver Forscher auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Von

[[1]) Obgleich diese so wichtige, für die Methode der causalen biologischen Forschung bestimmende Sachlage wiederholt hervorgehoben worden ist (s. Nr. 14, S. 7 und 8, Nr. 30, S. 2), so scheint sie doch bei manchen descriptiven Forschern nur sehr langsam Verständniss zu finden, denn sie fahren fort, ihre blos descriptiven Beobachtungen causal zu verwerthen und die experimentell gewonnenen Ergebnisse unbeachtet zu lassen, so z. B. O. Hertwig, Kollmann u. A. Die eingehende Begründung dieser Sachlage siehe in: „Einleitung“ zum Arch. für Entwickelungsmechanik Bd. I, 1894, S. 11.]

diesen ganzen Urtheilen ist kaum mehr zu verwerthen als die Einsicht, dass ungleiches Wachsthum eine der nächsten Ursachen der Gestaltbildung ist; aber schon über den Sitz solchen formbestimmenden Wachsthums bei den einzelnen Gestaltungen sind die bisherigen Angaben vollkommen unzuverlässig; geschweige denn, dass sie über die Ursachen des Wachsthums selber Aufklärung gäben.

Wir haben uns das normale Entwickelungsgeschehen der Organismen als durch so überaus complicirte, und in Folge dessen von den anorganischen Vorgängen so abweichende Wirkungen bedingt vorzustellen, dass wir jetzt, beim Beginne exacter causaler Forschungen, in keinem Falle sagen können, was für die Natur der einfachere Weg wäre, da wir die vorhandenen, ursächlichen Momente noch nicht ahnen, geschweige denn kennen; und doch beruhen die causalen Ableitungen descriptiver Forscher wesentlich darauf, dass sie glauben, ihre Ableitung stelle den einfachsten Herstellungsmodus der betrachteten Bildung aus der vorhergehenden dar. Schon die Thatsachen, auf denen das sogenannte biogenetische Grundgesetz beruht, widersprechen vielfach direct der Erzeugung der Individuen auf dem formal einfachsten Wege.

Die einzige sichere causale Forschungsmethode auf organischem Gebiete ist die des Experimentes; und zwar des analytischen Experimentes. Diese Thatsache ist bisher nicht genügend gewürdigt worden.

Es scheint angemessen, den weiteren Erörterungen als Basis eine Definition des Wesens der Organismen vorauszusenden.

Die Organismen sind Naturkörper, welche durch eine bestimmte Summe von theils besonderen, theils auch im anorganischen Reiche vorkommenden Vorgängen, sogenannten Leistungen charakterisirt sind. Diese allgemeinen, wesentlichen Leistungen der Organismen sind:

1. Die Selbstassimilation[1]) incl. Massenwachsthum (s. Nr. 15,

[1]) Das Wort Assimilation wird ausser in seiner wörtlichen Bedeutung der Anähnlichung gewöhnlich auch zur Bezeichnung einer Anähnlichung bis zur vollkommenen Gleichheit gebraucht. Es sei daher zur Unterscheidung letztere Art der Assimilation als vollkommene Assimilation, erstere als unvollkommene

S. 434), die Production specifisch structurirter, den betreffenden Organismen selber gleichender Substanz,

[**431**] 2. die (NB. scheinbare) Selbstbewegung im Sinne von Massenbewegung aus eigener innerer Kraft, auf oder ohne wahrnehmbare äussere Anregung aber unter Auslösung des Verbrauches von aufgespeichertem Spannkraftmateriale,

3. die Selbstausscheidung des unbrauchbar Gewordenen,

4. die Selbsttheilung, eine bestimmte, feste Coordination von Selbstbewegungen.

Alle diese Functionen dienen der eigenen Erhaltung dieses Naturkörpers; seine Erhaltung ist dadurch wesentlich Selbsterhaltung und zwar im Ganzen wie im Einzelnen; er besorgt sich soweit als irgend möglich alles zu seiner Erhaltung Wesentliche selber. Diese Selbsterhaltung wird sehr erheblich gesteigert durch

Assimilation bezeichnet. Die bei diesen Ausdrücken gemeinte Aehnlichkeit oder Gleichheit besteht zwischen dem diese Thätigkeit ausübenden Assimilans und seinem Product, dem Assimilatum.

Diese eigentliche Assimilation kann zur Unterscheidung von einer anderen, gelegentlichen, wenn auch nicht recht passenden Verwendung des Wortes Assimilation als Selbstassimilation, Assimilatio sui, bezeichnet werden.

Die Vermehrung einer organischen Substanz kann nun erstens durch die eigene vermehrende Thätigkeit derselben, also durch vollkommene Selbstassimilation geschehen und ist dann als **actives Wachsthum** oder als Selbstwachsthum derselben zu benennen. Andererseits kann aber eine organische Substanz auch durch fortgesetzte Bildung und Abscheidung von seiten einer anderen, davon verschiedenen, allein dabei thätigen Substanz (Matrix) hervorgebracht werden, wie z. B. die Epidermis vom Rete Malpighi oder die Cuticulae.

Es wird daher stets für uns nöthig sein zu ermitteln, welches von beiden (z. B. bei dem Wachsthum jeder Art von Zellgranulis) der Fall ist. Die letztere Art der Vermehrung kann in Bezug auf den dabei thätigen Theil unvollkommene Selbstassimilation desselben darstellen; sie kann und wird aber auch häufig, wie z. B. bei der Bildung von Fett aus Eiweiss, ein Product liefern, das dem thätigen Theil noch unähnlicher ist als das zur Bildung dieses Productes verwendete Material. Da hierbei, vom Standpunkte des Productes aus betrachtet, Substanz in dem schon vorhandenen Producte gleiche Substanz durch Thätigkeit einer dritten Substanz verwandelt wird, wie bei der unvollkommenen Assimilation, indem das Assimilans ihm selber Ungleiches aber einem anderen Fremden Gleiches bildet, so können diese beiden Arten von bildender und abscheidender Thätigkeit im Gegensatz zur vollkommenen Selbstassimilation auch als Fremdassimilation und solche Art der Vermehrung einer vorher vorhandenen Substanz als **passives Wachsthum** derselben bezeichnet werden.

5. die Selbstregulation in all diesen Leistungen, [welche in Folge des Vermögens der gestaltenden functionellen Anpassung (s. Nr. 4) auch bis zur Ausbildung geeigneter Gestaltungen, also bis zur Selbstgestaltung des Selbstnützlichen geht.

[Diese Selbstregulation betrifft die Grösse und in manchen Fällen auch ein wenig die Qualität der einzelnen Functionen (s. Nr. 4, Capitel V) und schliesst an sich nichts Teleologisches ein, obschon letzteres jüngst behauptet worden ist (s. H. Driesch, Analytische Theorie der organischen Entwickelung, Leipzig 1894). Soweit die Selbstregulation sich weiterhin in complicirteren Gestaltungsfunctionen, bei der Re- und Postgeneration äussert, ist zwar ihre Wirkungsweise zur Zeit noch nicht im Speciellen vorstellbar; aber gleichwohl ist kein Grund, diese Leistungen im Gegensatz zu dem mechanischen als teleologische zu bezeichnen, da ihre Leistungen typisch beschränkte sind, indem sie bei jedem Organismus blos diesem Organismus entsprechende typische Producte liefern (s. Nr. 20, S. 302; Nr. 28, S. 658)].

Selbstassimilation, Selbstbewegung, Selbstausscheidung, Selbsttheilung, Selbstregulation, die vereinigt die Selbsterhaltung bewirken, stellen vereint das Wesen der Organismen dar (s. Nr. 4, Cap. V).

Wenn wir von der untersten Stufe des Lebens absehen, welche äusserlich gestaltlos erscheint, so haben alle anderen Organismen noch das Vermögen besonderer, typischer Selbstgestaltungen: qualitativer und formaler Selbstdifferenzirungen; und weiterhin kommen noch mancherlei besondere, gleichfalls der Selbsterhaltung dienende Leistungen hinzu, darunter auch die seelischen Functionen.

[**432**] Die Organismen sind in Folge dessen fast vollkommen in sich selber geschlossene Complexe äusserst vielfacher innerer Wechselwirkungen, für welche von aussen her nur die Vorbedingungen geliefert werden müssen; während die besondere Qualität aller normalen und selbst der pathologischen Wirkungen im Organismus selber bestimmt wird.

Solche überaus grosse Complication von Wirkungen ist sogar schon bei der elementarsten, scheinbar einfachen Leistung der Lebewesen, bei der Selbstassimilation anzunehmen und zwar bereits

in einem Grade, dass wir uns diese Function im Einzelnen gar nicht vorzustellen vermögen. Dabei nehme ich noch, wie es sachlich wahrscheinlich ist, als erleichternd an, dass es Selbstassimilation im „analytischen" Sinne, also in dem Sinne, dass jeder „einzelne Theil" eines „kleinsten", vollkommener Selbstassimilation fähigen Stückchens lebender Substanz ihm selber gleiche Einzeltheile bilde, nicht giebt, sondern dass jeder assimilirende Einzeltheil an der Bildung ihm selber nicht gleichender Substanz betheiligt ist, und dass erst ein gewisser Complex von Einzeltheilen, welche auf diese Weise neu gebildet worden sind, dem Complexe aller an dieser Bildung betheiligten Einzeltheile wieder gleicht.

Trotz unseres Mangels an Einsicht in die Vorgänge der Assimilation scheint es nützlich, schon jetzt diese Vorgänge in mehrere Gruppen wesentlich verschiedenartiger Leistungen zu sondern.

Als erste Art der Assimilation, als präparative Assimilation sei erwähnt die Umarbeitung einfacheren Materiales zu complicirterem, dem lebensthätigen Materiale mehr ähnlichem, aber noch nicht selber lebensthätigem Materiale: die Vorbereitung niederen Materiales zur späteren Verwendung bei der Bildung lebensthätiger Elementartheile, wie auch die Bildung dauernd niederer organischer Substanz, z. B. nicht selber assimilationsfähiger Intercellularsubstanz, soweit diese auf progressivem, aufsteigendem Wege (nicht auf regressivem Wege durch Umwandlung [Dissimilation] höherer lebensfähiger organischer Substanz) producirt wird.

Die zweite Art oder Stufe der Assimilation, die generative Assimilation producirt dann aus dem so vorbereiteten Materiale neue letzte lebensthätige Elementargebilde entsprechend der weiter unten gegebenen und begründeten Uebersicht über dieselben (Isoplasson, Autokineon, Automerizon, Idioplasson); sie besteht also in der Bildung neuer elementarer Maschinentheile.

Die dritte Art der Assimilation, die reparative Assimilation, leistet die Wiederherstellung nicht zu sehr abgenutzter letzter lebensthätiger Elementar- [**433**] gebilde; sie besteht also in der Reparatur geschädigter elementarer Maschinentheile, sei es durch blosse Zurecht-

ordnung verschobener oder durch neue Verbindung getrennter Bestandtheile derselben, sei es ohne oder mit Verwendung neuen aber nur niederen, höchstens durch Modus 1 producirten Materiales. Das Vorkommen solcher Reparatur wird voraussichtlich ein sehr ausgedehntes sein, weil ohne dasselbe alle bei längerer Thätigkeit eines Organes auch nur wenig abgenutzten morphologischen Bestandtheile desselben gänzlich eliminirt und durch ganz neue ersetzt werden müssten, was eine grosse Verschwendung darstellen würde und grosse Functionsstörungen zur Folge haben müsste.

Wie ähnlich die zweite und dritte Assimilationsweise einander in ihren Vorgängen und gestaltenden Ursachen sind, und wieviel es Uebergangsstufen zwischen beiden giebt, ist zur Zeit nicht zu sagen; gleichwohl scheint mir die Auseinanderhaltung dieser Gruppe nützlich, weil jede qualitative und damit causale Analyse förderlich und nöthig ist (s. auch Nr. 33 Schluss).

Die Wiederherstellung höherer Einheiten von Elementargebilden: der Zellen, ferner der Organe, sowie grösserer, aus mehreren Organen oder Organstücken zusammengesetzter Theile des Organismus wird als Regeneration bezeichnet. Wie weit, resp. wodurch sich diese in ihrem Wesen von der Reparatur der Elementarorgane unterscheidet, ist natürlich gleichfalls unbekannt.

Zu den echten oder morphologischen Assimilationsarten, welche der Neubildung und Reparatur specifisch structurirter, also morphologischer Bestandtheile dienen, wäre noch eine vierte Art hinzuzufügen, wenn man nicht angemessener Weise vorzieht, ihre Vorgänge unter einen anderen allgemeinen Namen, unter die Alloplasie: die normale (resp. pathologische) Bildung von den lebensthätigen Theilen und ihren Vorstufen verschiedener Stoffe, zu subsumiren. Dies betrifft hier die Bildung der blos als Betriebsmaterial dienenden Verbrauchsstoffe, die Bildung der Secrete, des geeigneten Spannkraftmateriales für die rasche Production kinetischer Energie in Form von Massenbewegung oder Wärme, also die Bildung von Materialien, die oft den organischen Gebilden nicht viel ähnlicher oder gar weniger ähnlich sein werden, als das Material, aus dem sie bereitet werden, und bei welchen das eventuelle Aehn-

licherwerden mit den lebensthätigen Gebilden gleichsam nur eine unwesentliche Eigenschaft ist.

Die wunderbaren Vorgänge der organischen Selbst-Assimilation sind also als äusserst complicirte vorzustellen; da sie trotzdem so überaus constante Resultate geben, müssen sie unter Selbstregulation in festgeschlossenen Molecularverbänden sich vollziehen. Wir müssen daher mit ihnen meist als einheitlichen Ganzen rechnen und werden uns vorläufig damit zu begnügen haben, dass wir suchen, äussere Componenten zu ermitteln, die die Thä- [**434**] tigkeit dieser Complexe auslösen und quantitativ, wohl kaum auch qualitativ zu alteriren vermögen.

Aehnliches gilt für die Vorgänge der Selbstbewegung, Selbsttheilung und der anderen, höheren Selbstgestaltungen[1]).

1) Es wird vielleicht auffallen, dass die für die Ausbreitung und dadurch für die Erhaltung des Organismenreiches so unerlässlich nöthige, sowie bei der Entwickelung der Individuen so wichtige Function des Wachsthums nicht als eine wesentliche Grundfunction der Organismen mit aufgeführt worden ist. Dies ist darin begründet, dass das morphologisch so einheitlich durch ein Grösserwerden charakterisirte Wachsthum bei der analytischen Untersuchung sich schon jetzt auf andere Elementarfunctionen zurückführen lässt. Ich zerlege das Wachsthum in das **Massenwachsthum** und in das blos dimensionale Wachsthum. Ersteres besteht in der Vermehrung der specifisch structurirten organischen Substanz und beruht somit auf der Assimilation. Producirt diese mehr als zum Ersatz des Verbrauchten nöthig ist, so resultirt Vermehrung der organischen Substanz; und es ist zu diesem Ergebniss wohl nur eine besondere, die Assimilation steigernde Ursache nöthig (und auch diese nur, soweit die Aufspeicherung organischer Substanz bei gleichmässig fortgesetzter Assimilation nicht einfach auf einer Verminderung des Verbrauches beruht). Je nach der vermehrten organischen Substanz sind verschiedene Unterarten des Massenwachsthums zu unterscheiden, z. B. das Protoplasma-, Kern-, Intercellularsubstanzwachsthum etc. neben dem Wachsthum der ganzen Gewebe und Organe.

Ausser dieser „Vermehrung der organischen Substanz“ kommen noch Vergrösserungen organischer Gebilde ohne jede Vermehrung der Masse specifisch organischer Substanz vor; diese Vergrösserungen sind also blos dimensionale, weshalb der Vorgang ihrer Entstehung als **rein dimensionales Wachsthum** bezeichnet werden kann. Es vergrössern sich dabei gewöhnlich eine oder zwei Dimensionen auf Kosten der andern, wie es z. B. His für frühe Stadien des Lachskeimes nachgewiesen hat. Findet andererseits, wie oft bei Pflanzen, für die äussere Messung eine Vergrösserung aller drei Dimensionen zugleich, ohne jede oder ohne entsprechende Vermehrung der organischen Substanz statt, dann ist die Vergrösserung einer oder mehrerer Dimensionen im Innern keine continuirliche, sondern es bilden sich daselbst Räume, welche nicht von organischer Substanz eingenommen sind.

Das rein dimensionale Wachsthum beruht also nicht auf der Assimilation,

Wir müssen also sehr oft mit diesen und anderen unübersehbar complicirten, aber in sich festgeschlossenen Gruppen von Vorgängen als Einheiten rechnen; ich will daher diese oft in gleicher Weise vorkommenden Gruppen von Vorgängen als complexe Vorgänge resp. **complexe Componenten** der organischen Gestaltungsvorgänge bezeichnen[1]).

[**435**], Bei den meisten organischen Gestaltungvorgängen wird in Folge dieser Sachlage eine Analyse bis auf lauter physikalisch-chemische, also ganz oder relativ einfache Componenten nicht möglich sein. Aber wohl können bei organischen Vorgängen mit den complexen Componenten einfache Componenten zu gemeinsamen Wirkungen sich verbinden.

Da somit eine Analyse der organischen Gestaltungsvorgänge in einfache physikalisch-chemische Ursachen vorläufig nicht möglich ist, so sind wir auch nicht in der Lage, die Gestaltungsvorgänge nach solchen Ursachen einzutheilen.

Wir müssen daher alle solche complexen Componenten und danach wenigstens zu ermitteln suchen, welche Arten von Wechselwirkungen zwischen ihnen vorkommen, und auf was für allgemeineren Wirkungsweisen wieder jede dieser Wirkungsarten beruht. Wir werden aber bei jedem beobachteten Gestaltungsvorgang stets zu erforschen streben, ob nicht auch eine oder mehrere einfache Componenten dabei betheiligt sind, und werden eventuell versuchen, die Qualität und Quantität ihrer Wirkung zu ermitteln. Auch können Correlationen complexer Componenten durch

sondern blos auf Massenumlagerungen, die ihrerseits von besonderen, zur Zeit unbekannten gestaltenden Ursachen abhängen. Beide Arten des Wachsthums kommen in mannigfacher Art miteinander verknüpft vor; und wir haben alsdann stets die Ursachen des Massenwachsthums von den Ursachen der Oertlichkeit resp. Richtung der An- und Einlagerungen zu scheiden. Vielleicht aber kann auch gelegentlich durch die Ursachen der dimensionalen An- oder Einlagerungen zugleich auch die Oertlichkeit der verstärkten Assimilation mehr oder weniger bestimmt werden; oder die auslösenden Ursachen beider Vorgänge können sogar identisch sein, wie z. B. wohl bei der durch dehnende Einwirkungen veranlassten Verstärkung des Wachsthums von Pflanzentheilen in der Dehnungsrichtung, soweit dieses Wachsthum mit Verstärkung des Massenwachsthums verbunden ist.

[1) Eine Anzahl derselben ist aufgeführt in der „Einleitung" zu dem Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. I, 1894, S. 5 u. f.]

schon vorhandene oder erst von ihnen producirte einfachere Componenten vermittelt werden.

Diese Analysen wären womöglich solange fortzusetzen, bis wir endlich auf lauter anorganische Componenten gekommen wären.

Auf die Ermittelung einer oder mehrerer Wirkungsweisen kann dann die Ermittelung der Wirkungsgrössen folgen; auf die qualitative Sonderung der Wirkungen die mathematische Behandlung derselben; nicht umgekehrt, wie einer der jüngeren Autoren, H. DRIESCH (4), für richtig zu halten scheint.

Bei diesem Bestreben, die organischen Entwickelungsvorgänge auf immer einfachere complexe und auf wirklich einfache, physikalisch-chemische Componenten zurückzuführen, haben wir zunächst an die vorliegende biologische Analyse der Organismen anzuknüpfen: an die Zerlegung der complicirten Organismen in Organe, der Organe in Gewebe, der Gewebe in Zellen und Intercellularsubstanzen, der Zellen in Zellleib mit Zellkern, Centrosoma, Zellmembran etc.

Dieser Analyse hat die weitere Zerlegung der genannten Zellbestandtheile in **einfachste** resp. **kleinste lebensthätige Bestandtheile** zu folgen, soweit Lebensthätigkeit von kleineren Theilen vorhanden ist.

Wenn wir uns auf die obengenannten allgemeinsten Functionen der Organismen beschränken, so kann es zunächst kleinste Zelltheile geben, welchen die Fähigkeiten der Selbstassimilation (incl. Massenwachsthum), Selbstausscheidung, Selbstbewegung und Selbsttheilung, also alle elemen [**436**] tarsten Lebensleistungen zukommen, sodass sie den Namen **letzte Elementarorganismen** verdienen. Solche werden von WIESNER (17) angenommen, als unsichtbar klein gedacht und als Plasomen (abgekürzt aus Plasmatosomata) bezeichnet. WEISMANN nennt sie Biophoren (13), DE VRIES Pangene. Da die Chlorophyllkörper nach dem Urtheile der Pflanzenphysiologen diese drei Eigenschaften haben, werden sie sichtbare solche Gebilde oder Gruppen unsichtbar kleiner derselben darstellen.

Ich will zum Zweck einer systematischen Eintheilung Gebilde mit diesen Eigenschaften nach ihrer höchsten Leistung, der Selbsttheilung (im Gegensatz zur Theilung durch äussere Einwirk-

ung, z. B. durch Emulsionsbewegungen, s. Nr. 20 S. 29) als **Automerizonten** bezeichnen. Zu ihnen gehören vielleicht auch die Auerbach-Pfitzner'schen Körner der Chromosomen, ferner die Centrosomen, sowie die Aleuroplasten, Elaioplasten und eventuelle sonstige Plastiden im Sinne Wiesner's, sofern ihre Theilung wesentlich aus in ihnen selber liegenden Kräften erfolgt und soweit erstere nicht eine noch höhere Stufe darstellen.

Die Automerizonten brauchen aber nicht nothwendig die letzten, das heisst kleinsten und einfachsten lebensthätigen Theile zu sein; sondern nach unserer obigen Uebersicht über die wesentlichsten Lebensleistungen kann es noch zwei niedere Arten lebensthätiger Gebilde geben, denen aber blos der Rang **letzter Elementarorgane** zukommt, weil sie nicht mehr alle elementarsten Functionen in sich vereinen:

Neben oder in den Automerizonten können Gebilde vorkommen, die blos die Fähigkeiten der Selbstbewegung, Selbstassimilation incl. Massenwachsthum und Selbstausscheidung haben; diese seien nach der höchsten Leistung, der Selbstbewegung, als **Autokineonten** bezeichnet.

Neben oder wiederum in diesen kann es Gebilde geben, die blos der Selbstassimilation (incl. Massenwachsthum) und Selbstausscheidung fähig sind, die als Autoisoplassonten oder kürzer als **Isoplassonten** bezeichnet werden sollen.

Es ist nicht wahrscheinlich, dass es letzte Elementargebilde des Lebens (Isoplasson, Autokineon oder Automerizon) geben sollte, welche ihrer wesentlichen Beschaffenheit nach nur in der Art (alsdann wohl nur nach dem Modus 3) zu assimiliren vermöchten, dass sie ihren Massenbestand nur erhalten aber nicht vermehren könnten. Sollte es solche organische Elementargebilde geben, so müssten ihnen die anderen mit der Fähigkeit der Vermehrung ihrer organischen Masse ausgestatteten als Auxonten besonders gegenüber gestellt werden. Erstere müssten dann von anderen höheren Bionten auf dem Wege unvollkommener Assimilation producirt werden, sofern sie in unserem Organismus als Bestandtheile vorkommen.

[**437**] Ueber den Automerizonten stehen wahrscheinlich noch Zellbestandtheile, die ausser den Leistungen dieser noch besondere

gestaltende Wirkungen in sich selber und auf die anderen genannten Bionten auszuüben vermögen; die **Idioplassonten**[1]). Vermuthlich kommt unter anderen noch unbekannten Zelltheilen den Chromatinkörnchen dieser Rang zu.

Die Eigenschaften des Isoplasson, Autokineon, Automerizon, Idioplasson stellen zugleich die Reihenfolge dar, in welcher die organischen Leistungen ursprünglich entstanden und aufgespeichert sein können (womit die Möglichkeit einer ursprünglichen **succesiven Entstehung des Lebens** aus den anorganischen Vorgängen angedeutet erscheint, s. Nr. 6, Cap. V). Isoplasson kommt als Flamme, wie auch mannigfach als bei gewöhnlicher Temperatur verlaufender chemisch-physikalischer Assimilationsprocess im Anorganischen in einfachster Weise vor.

Der historische Gang der Analyse der Entwickelungsvorgänge war zunächst ein anderer; zum Theil weil die Zerlegung der Organismen in Zellen erst eine spätere Errungenschaft ist.

Es wurden die complicirten Formverhältnisse von Umbildungen der Form der Keimblätter abgeleitet; und die formalen Vorgänge

[1]) [Obgleich die Existenz besonderer Gebilde, welche blos die Eigenschaften des Isoplasson und Autokineon haben, zur Zeit nicht nachgewiesen ist, so scheint mir doch ihre theoretische Unterscheidung nöthig und nützlich, eben weil es eine analytische Unterscheidung ist, denn sie schärft unsere Distinctionen, bewahrt uns daher vor Einseitigkeiten und deutet ausserdem, wie erwähnt, die Möglichkeit der successiven Entstehung des Lebens an.] Es steht kein Bedenken entgegen, dass alle diese denkbaren Arten von Zellbestandtheilen in Form von mehr oder weniger rundlichen, deutlich abgegrenzten Gebilden schon im Leben oder erst nach dem Tode sich darbieten. Zu ihnen kommen ferner nicht selbstthätige Zellbestandtheile, die differente Producte der Thätigkeit dieser elementaren Bionten darstellen und die man als **Alloplasten** zusammenfassen kann, z. B. Fetttröpfchen und die Proteosomen Loew's; auch sie können granulös sein und sind es, soweit sie bereits bekannt sind.

Alle diese differenten Gebilde können somit unter den Begriff der Zellgranula Rich. Altmann's fallen. Es erhellt daraus, dass die „Granula" nicht ohne Weiteres als „letzte Elementarorganismen" bezeichnet werden dürfen; sondern es wird mühsamster, ausserordentlich vieljähriger Arbeit bedürfen, um nach und nach einige Sorten derselben ihrer wahren Natur nach zu erkennen und in obiges Schema einzufügen. Altmann hat offenbar die schon bei unserer jetzigen geringen biologischen Einsicht vorhandene grosse Zahl von „Möglichkeiten" nicht genügend überdacht, da er sich (18) noch jüngst so bestimmt und einseitig über die Natur seiner „Granula" geäussert hat, obschon er von Flemming (19) und gleichzeitig von mir (20) auf die Nothwendigkeit genauerer Unterscheidungen hingewiesen worden war.

der Entstehung dieser Umbildungen wiederum möglichst genau ermittelt. Dabei wurden einige allgemeiner vorkommende Formenänderungen: Biegung, Faltung, Abschnürung, Vereinigung etc. beobachtet und die speciellen Formenbildungen darauf zurückgeführt; das war indess eine blos formale Analyse. Die weitere Analyse bestand in der Zurückführung dieser Formenänderungen auf Wachsthum (Pander, His u. a.), Schwund und Massenumlagerung.

[**438**] A. Rauber (21, S. 61) wies danach auf die Nothwendigkeit hin, die Entwickelungsvorgänge auf die Functionen der Zellen zurückzuführen und unterschied folgende „Grundfunctionen der ontogenetischen Entwickelung": 1. Zellvermehrung, als numerisches Wachsthum. 2. Zellvergrösserung, allgemeiner: trophische Formveränderung der Zellen, als trophisches Wachsthum. 3. Zellenwanderung, als fugitives Wachsthum. 4. Zellendifferenzirung, als differentielles Wachsthum.

Rauber legt seiner Analyse also mit Recht die elementaren Zellfunctionen zu Grunde; doch sind die Bezeichnungen differentielles und fugitives Wachsthum nicht zutreffend; erstere, weil Differenzirung kein Wachsthum ist und auch nicht nothwendig mit ihm verbunden sein muss; letztere weil es sich ebenso gut und im Organismus wohl öfter noch um eine active Näherung [s. Nr. 32] gegen den Ort des Zieles, als um ein Fliehen vom gegenwärtigen Ort handeln wird. Ferner ist der Zellvergrösserung noch die Zellverkleinerung hinzuzufügen.

Die Zurückführung der sichtbaren Entwickelungsvorgänge auf die gestaltenden Leistungen der Zellen ist gewiss unbedingt nöthig; und ihr hat, wie schon gesagt, die weitere Zurückführung dieser Leistungen auf die Leistungen der einzelnen selbstthätigen Zelltheile: der letzten Elementarorganismen und der Elementarorgane zu folgen.

Wir werden aber auch daneben nicht zögern dürfen, schon bevor diese Erkenntniss gewonnen ist, nach den Ursachen dieser Leistungen der Zellen, resp. ihrer selbstthätigen Bestandtheile zu forschen. Es wird sich dabei meist zunächst blos um auslösende resp. quantitativ und qualitativ regulirende Ursachen dieser Thätigkeiten handeln; denn die Ursachen der Qualität dieser Thätigkeiten

selber werden meist, nämlich soweit es sich um die „complexen Lebensvorgänge" handelt, unserer Untersuchung vorläufig unzugänglich sein.

Da jede typische Aenderung ausser in ihrer Qualität, auch noch ihrer Zeit, ihrem Ort, ihrer Richtung und Grösse nach bestimmt sein muss, so muss auch für jede dieser Bestimmungen eine Ursache vorhanden sein und von uns aufgesucht werden.

Ich habe meine Untersuchungen mit dem Aufsuchen zunächst der Zeit der Bestimmung, dann der Oertlichkeit der Ursache eines bestimmten Formverhältnisses begonnen; danach war es möglich, auch die nächste Ursache desselben zu ermitteln. Es scheint mir dies der bei methodischen Forschungen für gewöhnlich einzuschlagende Weg, der uns stetig weiter zu neuer Erkenntniss führen wird.

Was hätte es genützt, nach dem Orte oder der Ursache der Bestimmung der Medianebene des Embryo, welche Ebene erst mit der Anlage [**439**] des Urmundes erkennbar wird, zu suchen, bevor die Zeit dieser Bestimmung ermittelt war. Nachdem jedoch erkannt war, dass diese Bestimmung nicht erst mit Anlage des Urmundes, sondern bereits mit der ersten Furchung, ja vor derselben, aber noch nicht im unbefruchteten Eie bestimmt ist, konnte die normale Ursache dieser Richtung in der Copulationsrichtung des Ei- und Spermakernes ermittelt werden. Danach gelang es dann auch, die nächsten Ursachen der bei mancherlei abnormen Verhältnissen am Eileibe (nicht am Furchungskern selber) vorkommenden Abweichungen von dieser Richtung zu erkennen [s. Nr. 21].

Um aus den vielen gleichzeitig auftretenden Veränderungen eines Embryo die wesentlichen ursächlichen Beziehungen eines der Untersuchung unterzogenen Bildungsvorganges zu ermitteln, haben wir ein nicht unerhebliches, wenn auch nur negatives Hilfsmittel in der vergleichenden Betrachtung der Nebenumstände desselben Bildungsvorganges bei verschiedenen Thiergattungen oder -Klassen. Denn nur die allen Wiederholungen desselben Vorganges gemeinsamen Umstände werden wesentliche sein; dabei ist aber nicht zu übersehen, dass sie darum noch nicht nothwendig auch wesentlich sein müssen.

Immerhin ist der Nutzen solcher vergleichender Beobachtung zumal jetzt bei den Anfängen causalen Strebens ein sehr erheblicher.

Unsere Vorstellungen und Vermuthungen werden durch diese Vergleichung oft von einer falschen Bahn abgehalten und auf den richtigen Weg geführt werden.

Der Forscher auf dem Gebiete der Entwickelungsmechanik muss sich daher bei seinen aus practischen Gründen oft längere Zeit an ein einziges Object gebundenen Forschungen stets bestreben, grössere ontogenetische Entwickelungsreihen zu überblicken; ja wenn es möglich wäre, sollte er die ganze beschreibende thierische und pflanzliche Entwickelungsgeschichte kennen und bei seinen Ableitungen berücksichtigen.

Ausser den Veränderungen, die durch das künstliche Experiment gesetzt werden, kommen als Missbildungen oder als blosse Variationen oder als Folgen von Erkrankungen nicht selten Veränderungen der Organismen vor, die denen des analytischen Experimentes an ihnen annähernd oder ganz entsprechen, und daher in ähnlicher Weise wie dieses zu causalen Ableitungen zu verwerthen sind.

Noch weit mehr als bei den stets mit weniger Componenten arbeitenden Versuchen an anorganischen Objecten ist bei der Anstellung und besonders bei der Deutung von Experimenten an Organismen ein gewisses Maass vorausgreifender eigener Einsicht unerlässlich nöthig. Wer sich solche nicht angeeignet hat, der wird vielfach sehr irrthümliche Schlüsse aus seinen Experimenten, oder aus denen anderer ziehen; dem kann es sogar geschehen, [**440**] dass sich ihm die unbekannte Complicirtheit der organischen Verhältnisse in solchem Maasse ausdehnt, dass er aus den Folgen eines Experimentes überhaupt keinen speciellen Schluss zu ziehen sich getraut.

So hat ein Autor gegen ein vom Ref. angestelltes Experiment, in welchem Froscheier einen Tag länger als normal in ihrer Lage mit der weissen Seite nach unten erhalten und somit die sonst in dieser Zeit eintretende Aufwärtsdrehung des Eies verhindert worden war (wobei sich zeigte, dass die Medullarwülste unter Herabschieben von Material auf dieser ursprünglich weissen Unterseite des Eies zur Anlage kommen), den Einwand erhoben, dies Experiment gestatte keinen Schluss auf die normalen Verhältnisse, da das Ei in abnorme Bedingungen gebracht worden sei; unter ganz normalen Bedingungen würde nach diesem Autor das Medullarrohr auf der Mitte der (von

vornherein) schwarzen Oberseite entstanden sein (s. HERMANN und SCHWALBE Jahresber. 1889, S. 611).

Wenn nun wohl kein mit der Sachlage Vertrauter diesem speciellen Urtheile zustimmen wird, so müssen wir uns gleichwohl stets gegenwärtig halten, dass wir die bei jedem organischen Bildungsvorgange betheiligten Componenten wahrscheinlich noch nicht annähernd übersehen und daher nicht sicher zu beurtheilen vermögen, wieviel und welche Componenten wir auch bei einem möglichst analytischen Experimente alteriren. Wir können daher erst dann sicher sein, die Ergebnisse eines Experimentes richtig gedeutet zu haben, wenn die Ergebnisse zweier oder mehrerer verschiedenartiger Experimente über denselben Vorgang auf die gleichen Zusammenhänge hindeuten.

In dem soeben citirten Falle hatte Ref. deshalb zugleich das Ergebniss des angeführten Experimentes durch Versuche mit tiefgreifenden localen Defecten als Marken controlirt; und diese ganz anderen Versuche hatten zu demselben Schluss über die Anlagestelle des Medullarrohres geführt [s. Nr. 23].

Durch starke Pressung der Froscheier zwischen parallelen verticalen Glasplatten gelang es ihm ferner, das normale seitliche Herabwachsen der Urmundslippen ganz zu verhindern; die später gebildeten Medullarwülste formirten dabei einen den Aequator des Eies rings umziehenden Gürtel; es zeigte sich also die für diesen Fall vorausgesagte Asyntaxia medullaris totalis (ROUX) [s. Nr. 29 S. 607].

Der aus diesen drei verschiedenen Experimenten folgende Schluss, dass die Gastrulation des Frosches durch bilaterale Epibolie und Concrescenz auf der Unterseite des Eies erfolgt, und dass die Aussenseite der Urmundsränder die Anlagestelle der Medullarwülste ist, ist daher ein so sicherer, dass er weder durch die an sich erfreuliche nachträgliche Zu- [**441**] stimmung von Seiten descriptiver Forscher (v. DAVIDOFF, O. HERTWIG, KEIBEL u. A.) an Sicherheit etwas gewinnen konnte, noch durch den Widerspruch derselben hätte etwas einbüssen können; vielmehr müssen derartig ermittelte Thatsachen als die ersten festen Grundsteine unserer Kenntniss von den Vorgängen der Entwickelung betrachtet werden, derart zugleich, dass alle solche An-

sichten, welche mit diesen Thatsachen wirklich unvereinbar sind, mit Sicherheit als unrichtig bezeichnet werden können.

Die Entwickelungsmechanik muss sich, wie jede neue Richtung in der Wissenschaft, die ihr gebührende Stellung erst nach und nach erwerben. Aber gleichwohl wird es unsere Nachkommen wohl befremden, dass die jetzt herrschende descriptive Richtung diese sicheren Angaben der Entwickelungsmechanik so lange ignorirt hat, bis descriptive Forscher zu denselben Ansichten gelangten, und besonders, dass sie diesen letzteren Angaben mehr Werth beilegt als ersteren. Dies wird ein bleibendes Zeugniss für das ungenügende Verständniss der betreffenden Forscher von dem Werthe des Experimentes sein [s. Nr. 22 S. 21].

Solche Experimente müssen aber wirklich gemacht sein, und die Natur muss darauf entsprechend reagirt haben. Es ist eine nicht zu billigende Auffassung, wenn Rauber (Zoologischer Anzeiger, 1886, S. 170) nach einem Experiment, welches, wie zu erwarten, sogleich mit dem Tode der Objecte endete, die Meinung äussert: „Es wird aber für die meisten schon hinreichend sein, auch nur in Gedanken das genannte Experiment (Vertauschung der Furchungskerne eines Kröten- und eines Froscheies) auszuführen, um zu der Ueberzeugung (!) zu gelangen, dass aus jenem Froschei keine vollständige Kröte, aus dem Krötenei kein vollständiger Frosch hervorgegangen sein würde." Dies Gedankenexperiment ist durchaus nicht, wie er meint, überzeugend dafür, dass auch dem Protoplasma Vererbungstendenz innewohnt.

Die Analyse scheint es mit sich zu bringen, dass die entwickelungs-mechanische Forschung bei den einfachsten Lebewesen, den Protisten, beginnen müsste; und gewiss können manche wichtigen Causalverhältnisse an diesen niedersten Lebewesen leichter und sicherer als an Metazoen, ja zum Theile nur an ersteren ermittelt werden. Es sei hier nur an die überaus lehrreichen Experimente von M. Nussbaum, A. Gruber, Bruno Hofer, M. Verworn, E. G. Balbiani über die besonderen Leistungen des Zellkernes und des Zellleibes erinnert.

Es ist aber darauf hinzuweisen, dass andererseits die höheren Organismen in manchen Beziehungen günstigere Verhältnisse für die

analytische Forschung darbieten; einmal weil bei ihnen durch die weitgehende [**442**] Arbeitstheilung die Fähigkeiten der einzelnen Gewebe weniger vielseitige sind, und zweitens deshalb, weil das Vermögen der Regenerationsfähigkeit bei ihnen viel geringer ist als bei den niederen Organismen und wir daher bei ersteren den Mechanismus der normalen, directen Entwickelung reiner für sich studiren können (s. S. 35).

Mit der Zurückführung organischer Gestaltungen auf anorganische, physikalische Componenten ist schon ein sehr erfreulicher Anfang gemacht von Berthold (26), Errera (27) u. A. in Bezug auf pflanzliche, seitens Bütschli (28 u. 29), Quincke (30), Dreyer (3 u. 31) u. A. in Bezug auf thierische Gestaltungen. Die Schlüsse sind jedoch bis jetzt grösstentheils blos Analogieschlüsse; es haftet ihnen daher noch eine grosse Unsicherheit an.

Die Urtheile dieser Autoren beruhen darauf, dass an anorganischen Objecten auf experimentellem Wege den organischen ähnliche resp. gleiche Formbildungen hervorgebracht wurden, woraus auf eine Gleichheit der Ursachen geschlossen wurde.

Trotz des Nutzens dieser Versuche und der wohl theilweisen Richtigkeit der aus ihnen gezogenen Schlüsse, scheint es doch, dass man sich dabei manchmal die organischen Verhältnisse zu einfach vorstellt. Wir kommen damit leicht in die Gefahr, dass sich auf morphologischem Gebiete ähnliche Irrthümer wiederholen, wie sie vor 30—20 Jahren unter den Physiologen ähnlichen Strebens vorgekommen sind. Da waren Ernährung und Secretion blosse Diffusions- und Filtrationsvorgänge, Wachsthum war blosse Quellung, Bildung einer Niederschlagsmembran um einen Tropfen war Zellbildung.

Bei den Uebertragungen der Ursachen anorganischer Gestaltungsvorgänge auf ähnliche organische Gestaltungen wird leicht der Wirkungsantheil der experimentell geprüften Componenten an den organischen Gestaltungen überschätzt, indem sie als alleinige oder als die formbeherrschende aufgefasst wird. Dabei wird dann übersehen, dass fast jede Componente im Organischen durch andere entgegen wirkende Kräfte mehr oder weniger, ja derart in ihrem Antheile an der schliesslichen Resultante beschränkt werden kann, dass ihr Antheil gar nicht

mehr erkennbar ist. Im Bereiche anorganischer Blasen z. B. herrschen bei äusserer Ruhe die Plateau'schen Gesetze der Blasenspannung; im Bereiche der Organismen kann ihnen durch active Leistungen, durch Spannungen und Contractionen also unter Kraftaufwand, vollkommen Widerstand geleistet werden; ebenso wie der Diffusion durch lebende Wände activ widerstanden werden und Flüssigkeit entgegen den Gesetzen der Filtration nach der Seite des Ueberdruckes abgeschieden werden kann. Die Salze des Fischeies unterliegen [**443**] erst nach dem Tode desselben der Diffusion; und kleine Insecten leben längere Zeit in einer Luft, in der sie nach ihrem Tode in wenigen Minuten eintrocknen.

Die bei solchen Uebertragungen verwendete Umkehr des Satzes: „gleiche Ursachen geben gleiche Wirkungen" in: „gleiche Wirkungen beruhen auf gleichen Ursachen" ist uns meiner Meinung nach auf organischem Gebiete zur Zeit nicht gestattet; ich habe das früher schon [s. Nr. 13] an manchen Beispielen dargelegt. So z. B. sind die Aeste der Bäume an ihrem Ursprunge sehr ähnlich kegelförmig gestaltet, wie das Lumen der Blutgefässe am Astursprunge; auch findet beim Ursprunge eines relativ dicken Astes am Baume eine Ablenkung des Stammes nach der anderen Seite statt, wie dies bei den Blutgefässen auch geschieht; gleichwohl beruhen diese beiderlei Gestaltungen auf wesentlich anderen Ursachen.

Der Schluss: „gleiche Wirkungen, gleiche Ursachen" ist blos bei vollkommener Uebereinstimmung dieser Wirkungen gestattet; er setzt also für uns die vollkommene Kenntniss der Wirkungen voraus, die wir zur Zeit auf organischem Gebiete in keinem Falle haben und selbst auf anorganischem Gebiete oft entbehren.

Wir können z. B. an einem in bestimmter Richtung laufenden Billardballe nicht erkennen, ob er diese Bewegung macht, weil er in dieser Richtung einen centralen Stoss erhalten hat, oder weil gleichzeitig oder nacheinander zwei Stösse entsprechend verschiedener Richtungen auf ihn gewirkt haben. Wenn wir aber nicht blos von seiner Massenbewegung, sondern auch von der bei dem Anstosse stattgefundenen Aenderung seiner Molecularverhältnisse vollkommene Kenntniss hätten, wenn wir also die stattgehabte „Wirkung" vollkommen kennten, würden wir diese Ursachen richtig erschliessen können. Ist

die Kugel aus weniger elastischer und weicherer Substanz, so werden die beiden Stösse äusserlich sichtbare Eindrücke hinterlassen, und bei genauer Berücksichtigung dieser Nebencharaktere werden die Ursachen des Vorganges richtig zu beurtheilen sein.

Wir müssen uns stets gegenwärtig halten, dass dieselbe Form auf sehr verschiedene Weise und durch entsprechend verschiedene Ursachen hervorgebracht werden kann. Derselbe Gegenstand kann bildlich in gleicher Grösse mit vollkommen gleichen Conturen und Schatten durch Holz- und Steinschnitt, durch Stahl- und Kupferstich, in Photographie und Lichtdruck etc. hergestellt sein; trotzdem ermöglicht uns die Berücksichtigung der Charaktere zweiter Ordnung, diese Art seiner Herstellung zu erkennen.

Da wir kaum je vollkommene Kenntniss eines organischen Bildungsvorganges gewinnen werden, so ist es nöthig, um trotzdem auf seine [**444**] Ursachen schliessen zu können, bewusst und sorgfältig die Merkmale, gleichsam die Differentiale zweiter, ja dritter Ordnung aufzusuchen, welche an sich schon, besonders aber in ihren Variationen oft ziemlich zuverlässige Schlüsse auf die Ursachen gestatten.

Doch gibt es auch Fälle, in denen selbst die Merkmale zweiter Ordnung zwischen organischen und anorganischen Gestaltungen übereinstimmend erscheinen, obwohl die beiderlei Vorgänge nicht auf denselben Ursachen beruhen. Das ist z. B. bei der künstlichen Nachahmung der Copulation der Geschlechtskerne durch die Selbstvereinigung zweier Chloroformtropfen, die auf alte, gestandene, wässrige Carbollösung gethan worden sind [s. S. 34], der Fall. Hierbei findet ausser der activen Näherung eine prachtvolle grosse Radiation in der Flüssigkeit statt; gleichwohl beruht der Vorgang auf Wirkungsweisen, die im Ei nicht möglich sind.

Die organische Natur bietet oft gerade das Gegentheil zu dem Satze: „gleiche Wirkungen, gleiche Ursachen" dar. Diese Thatsache berechtigt zu dem Ausspruche, dass die organischen Formen vielfach constanter sind, als die Arten ihrer Entstehung [siehe S. 52], also auch constanter, als ihre unmittelbaren Bildungsursachen. Die vergleichende Entwickelungsgeschichte

hat dafür bekanntlich viele Beispiele geliefert. Hier nur eines: Die Gattung Peneus z. B. durchläuft in ihrer Ontogenese ein Naupliusstadium; das Endproduct aber ist eine Garneele; während die übrigen Garneelen des Naupliusstadiums ganz entbehren.

Der citirte Satz gilt aber nicht blos für Thiere verschiedener Arten und Gattungen, sondern auch für ein und dasselbe Individuum. Es sei zunächst an diejenigen Organismen erinnert, die sich normaler Weise sowohl durch die äusserlich nicht differenzirten Eizellen, wie durch Selbsttheilung des entwickelten Individuums vermehren, ferner gehört hierher die Re- und Postgeneration.

Ein rechter oder ein vorderer halber Froschembryo producirt die fehlende Hälfte nach, wobei die Entwickelungsvorgänge zum Theil wesentlich andere sein müssen, als bei der normalen Entwickelung. Diese Verschiedenheit der Bildungsweisen derselben Endproducte, die bei manchen Regenerationen sogar unter denselben äusseren Formwandlungen verläuft wie die Entwickelung aus dem Ei, gab mir Veranlassung zur Unterscheidung verschiedener Entwickelungsarten: der directen (bei den höheren Thieren der allein normalen) Entwickelung aus dem ganzen Ei, und der indirecten Entwickelung oder derjenigen Entwickelung, welche nach Selbsttheilung oder nach künstlicher Theilung des entwickelten Individuums, sowie auch bei tiefgreifenden Störungen der normalen Entwickelung z. B. bei sehr hochgradigen Deformationen der Eier statt hat [s. Nr. 28 u. 31].

[**445**] In der directen Entwickelung nimmt die Selbstdifferenzirung einzelner Furchungszellen, resp. des Complexes ihrer Derivate oder mancher späterer Zellcomplexe in Folge regelrechter qualitativer Scheidung des dieser Entwickelungsweise dienenden, durch die Befruchtung activirten idioplastischen Materials einen grösseren Raum ein, als bei der indirecten Entwickelung, welche mehr durch Correlationen aller oder vieler Theile charakterisirt ist und deren specifisches gestaltendes Material nach meiner Auffassung erst durch die besonderen, die indirecte Entwickelung veranlassenden Momente activirt wird.

Es wird daher eine weitere Aufgabe der Entwickelungsmechanik sein, die besonderen Vorgänge jeder dieser verschiedenen Entwickelungsarten und deren vollziehende oder vermittelnde Ursachen zu ermitteln.

Nr. **16.**

Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo.

1883.

Mit Tafel IV.

Leipzig, Wilhelm Engelmann, Juni 1883.

Inhalt.

	Seite
Problem der Richtungsbestimmung	96
A. Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryo	97
Frühere Beobachtungen	97
Methode: 1. dauernder Merkmale	98
2. Beziehung auf ein äusseres System von Richtungen	99
Fehlerquellen	100
Fragestellung	102
Versuche an Rana fusca	103
„ „ Rana esculenta	108
Gesetz des Zusammenfallens der ersten Furchungsebene mit der Medianebene des Embryo	110
B. Zeit der Bestimmung der Qualitäten kopf- und schwanzwärts bei gegebener Hauptrichtung bei Rana esculenta	112
Furchungsschema	115
Beeinflussung der Stellung der ersten Furchungsebene durch Quetschung	118
Einstellende Wirkung der Schwerkraft auf das Ei und die ersten Furchen in Folge angeblichen specifischen Gewichtes	120
Eventuelle Wirkung der Copulationsrichtung auf die Richtung der Medianebene	121
Zeit der Bestimmung der Doppelbildungen	122

Problem der Richtungsbestimmung.

Von den wunderbaren Vorgängen der formalen und qualitativen „**Selbstdifferenzirung** des sich entwickelnden Eies", als deren Resultat uns der Cyclus embryonaler Formenbildungen entgegentritt, ist nach der Analyse einer der wichtigsten, wenngleich bis jetzt wenigst beachteten Vorgänge die „Bestimmung der Richtungen des Geschehens". Denn fast alle Vorgänge der Entwickelung können nicht nach allen Richtungen in gleicher Weise erfolgen, sie müssen vielmehr bestimmten Prädilectionsrichtungen folgen oder überhaupt nur in einer ganz bestimmten Richtung sich vollziehen, um das System bestimmt gerichteter Gestaltungen, welches das fertige Individuum im Ganzen und in seinen Theilen darstellt, hervorzubringen.

Dies gilt sowohl für die quantitativen Elementarvorgänge des Wachsthums und der Theilung der einzelnen Zellen und ganzer Zellcomplexe, wie für die Vorgänge continuirlich sich verbreitender qualitativer Differenzirungen.

Mag dabei die Richtung der uns bekannten einzelnen formalen und qualitativen Differenzirungsvorgänge erst mit den betreffenden Vorgängen selber bestimmt werden, oder mag sie bereits vorher, weit früher schon in anderen Vorgängen ihre Normirung erhalten, immer wird es für uns von Interesse sein, zu wissen, wann die Richtungen des einzelnen Geschehens zuerst normirt werden, denn dann erst werden wir auch mit Aussicht auf Erfolg nach den wahren Ursachen dieser Normirung forschen können.

Die Vermuthung liegt nahe, dass vielleicht das ganze Entwickelungsgeschehen von vorn herein in der Weise normirt sein muss, dass von vornherein in bestimmter Weise Richtung auf Richtung sich setzen muss, um das spätere in den Richtungen [**4**] seiner Formen normirte Individuum hervorzubringen, dass ein continuirliches System auf einander sich setzender Richtungen zu diesem Endziel unerlässlich nöthig ist [vergl. Nr. 27 S. 303 u. f.].

Zur Beurtheilung dieser letzteren Frage verspricht die Kenntniss der zeitlichen Bestimmung der Hauptrichtungen des späteren Individuums uns am meisten Aufschluss zu geben; denn diese Richtungen werden voraussichtlich die am frühesten und tiefsten angelegten sein; ausserdem sind es auch, als die Hauptrichtungen, die am leichtesten erkennbaren, und vielleicht wird die Erkenntniss dieses fundamentalsten Richtungsvorganges uns einen Einblick in die Richtungsbildung überhaupt thun lassen.

Fast aber scheint es, als hätten wir uns doch in der Wahl unseres Themas, welches uns zu diesem Zwecke führen soll, vergriffen; denn ist nicht die Axenbildung des Embryo, die Ausbildung der definitiven Axenorgane einer der späteren Vorgänge, welchem das in sich fest geordnete Richtungssystem der Furchung vorausgeht, um dann aber zur Bildung der richtungslosen Blastula zu führen und damit jeden Zusammenhang mit der späteren bilateralen Symmetrie des Embryo von der Hand zu weisen? Stellt sich uns nicht somit die Bildung der Embryonalaxe als ein ganz neuer Vorgang, als die Einführung einer ganz neuen Richtung in das vorher in keiner Weise eine bilaterale Symmetrie erkennen lassende Geschehen dar? Und gewinnt es damit nicht den Anschein, als ob die spätere Hauptrichtung nicht von vornherein normirt sei, sondern vielleicht einer zufälligen Ungleichheit der äusseren Einwirkungen die Entscheidung ihrer Verlaufsrichtung verdanke?

Diese Zweifel und diese Fragen sind es nun, über welche wir uns in dieser Arbeit Gewissheit verschaffen wollen.

A. Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryo im Ei.

Blicken wir uns zunächst in der Litteratur nach bereits vorhandenen Angaben um, so finden wir wenig, welches uns Gewissheit verschaffen könnte. Am frühesten scheint Kölliker eine auf unser Thema bezügliche Beobachtung gemacht zu haben. Er beschreibt[1]) eine schon in den frühesten Furchungs- [**5**] stadien des Hühnereies

1) A. Kölliker, Die Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Zweite Auflage, S. 79, 1879.

Bayerische Staatsbibliothek München

constant sich zeigende Ungleichheit der Grösse der Furchungskugeln der Art, dass nach entgegengesetzten Seiten der Keimscheibe einerseits die grössten, andererseits die kleinsten Zellen sich finden. Er knüpft an diese Beobachtung vermuthungsweise die Aeusserung, dass der schneller sich furchende Theil zum späteren hinteren Theile des Blastoderma sich gestalte, in dem die ersten Spuren des Embryo entstehen. Danach würde schon in einer sehr frühen Zeit eine wenn auch noch sehr unbestimmte Andeutung des Vorn und Hinten zu erkennen sein, sofern die Richtigkeit dieser Vermuthung erwiesen wäre.

Viel bestimmter sind die Angaben eines neueren Autors. J. P. Nuel theilt in seiner Arbeit über die Entwickelung des Petromyzon Planeri[1]) parenthetisch mit, dass er schon am unbefruchteten Eie dieser Thiere eine Verschiedenheit in der Grösse der Dotterkörner habe wahrnehmen können, welche sich bis zum Auftreten der Rückenfurchen erhalte, und es sei zu beobachten, dass die Rückenfurche durch die Mitte des feinkörnigen Abschnittes hindurch gehe. Er folgert daraus, dass, sofern sich seine Beobachtung bestätige, die künftige Rückenfurche schon im unbefruchteten Eie bestimmt sei. Wir erfahren aber nichts von ihm über die Gestalt der feinkörnigen Masse; wir wissen daher nicht, ob sie länglich oder rund ist, und ob daher die Mitte derselben eine bestimmte Linie oder blos ein Punct ist, durch welchen unendlich viele Mittellinien gelegt werden können. Ausserdem findet sich auch keine Angabe über das Verhalten der so früh schon bezeichneten Richtung zu den Furchungsrichtungen. Immerhin ist diese Mittheilung von hohem Interesse; und es ist blos eine weitere Bestätigung derselben und eine genauere Detaillirung derselben abzuwarten, um ihr die eine hohe Bedeutung zuzuerkennen.

Ausserdem deutet sie einen Weg an, auf welchem sicherer Weise unsere Frage gelöst werden kann, nämlich auf dem Wege des Suchens nach speciellen, formalen oder qualitativen Charakteren des Eies, welche sich durch die erste Periode der Entwickelung hindurch bis zum Auftreten der definitiven [**6**] bezüglichen Organanlagen erhalten und uns so directe Beziehung des

[1]) Archives de Biologie, Bd. II, S. 410. 1881.

späteren Geschehens auf das Ei gestatten. Solche Charaktere können zum Theil in der äusseren Gestalt des Eies liegen, zum Theil aber müssen sie im Ei liegen; und es werden immer von Nöthen sein eine Linie und zwei bestimmt charakterisirte Puncte, von denen wenigstens der eine ausserhalb der Linie liegen muss, oder drei Puncte, welche nicht in einer geraden Linie liegen und nicht blos durch ihre Lage charakterisirt sind, oder zwei nicht parallele feste Richtungen.

Es wird nicht leicht sein, die nöthige Anzahl Merkmale von der erforderlichen Dauer im Wechsel der Entwickelungsvorgänge zu finden, und es muss noch zweifelhaft erscheinen, ob in der That NUEL ein solches Beispiel im Ei des Petromyzon aufgefunden hat.

Es giebt aber noch einen anderen und in dem Erfolge seines Betretens weniger von der Gunst des Zufalls abhängigen Weg, unseren Zweck zu erreichen. Wenn nämlich das Ei eine geeignete feste und dicke Hülle hat, um es auf einer Unterlage fixiren zu können, so sind wir im Stande, das ganze sichtbare Geschehen während der Entwickelung auf ein „äusseres" festes System von Richtungen zu beziehen [s. Nr. 31, S. 270]. Diesen Weg schlug ich ein; und ich wählte das in dieser Beziehung scheinbar ungemein günstige Froschei, welches mir von den Versuchen meines Collegen BORN, welcher mit sehr grossen Massen arbeiten musste, immer in genügender Anzahl zur Verfügung stand. College BORN war so liebenswürdig, mir immer das für meine Beobachtungen nöthige Material mit zu befruchten und mir auch ausserdem seine reichen Kenntnisse und Erfahrungen auf dem betreffenden Gebiete zu Gute kommen zu lassen.

Das Froschei ist nun aber für unseren Zweck einer vollkommen unveränderlichen Fixation des Eies gegen ein äusseres System von Richtungen bei genauerer Prüfung nicht so günstig, als es auf den ersten Gedanken erscheinen mag.

Denn einmal ist das Ei nicht an der dasselbe einschliessenden Gallerthülle selber befestigt, sondern es schwimmt nur innerhalb derselben und zwar in einer mit Flüssigkeit erfüllten Höhle, welche so eng ist, dass sie das Ei fast berührt und bei Aenderung der Durchmesser des Eies bald die weitere Umgestaltung des Embryo hemmen

würde, wenn sie sich nicht [7] zugleich selber vergrösserte. Aber die Vergrösserung ist so gering, dass eine geringe Dehnung oder Compression der Gallerthülle schon den eingeschlossenen Embryo, sobald er die Kugelform verlässt, zwingt, sich mit seiner grössten Dimension in die eventuell vorhandene grösste Dimension der Höhle der Gallerthülle einzustellen, also seine bisherige Stellung zu verändern. Andererseits ist die Gallerthülle im Uterus noch relativ dicht und dünn und quillt erst im Wasser auf, und zwar setzt sich dieser Process Tage lang fort[1]), während die erste Furchung, also der sichtbare Beginn der Entwickelung, bereits 3 bis 4 Stunden nach der Befruchtung seinen Anfang nimmt.

Diese Verhältnisse bedingen eine Anzahl Fehlerquellen, welche ich zwar zumeist im Voraus abgeleitet hatte, deren Einfluss aber und deren Schwierigkeiten der Beseitigung ich bedeutend unterschätzt hatte. Erst durch eine beträchtliche Anzahl misslungener, das heisst nicht zu irgend einem bestimmten Resultat führender Versuche, lernte ich die Grösse dieser Fehler und die Mittel, sie zu bekämpfen, kennen. Sie im Einzelnen zu schildern, würde den Leser ermüden und mehr Raum einnehmen, als die Mittheilung der wenigen schliesslich fast fehlerfreien Versuche. Die letzteren liessen sich leider nicht weiter vermehren, da inzwischen die diesjährige Laichperiode abgelaufen war; trotzdem aber ist das Resultat, wie ich glaube, durch die mitgetheilten Zahlen vollkommen sichergestellt.

Der Umstand, dass das Ei in der Gallerthülle schwimmt, erfordert eine vollkommene Ruhigstellung des ganzen Gebildes, weshalb die Glasschalen mit den Eiern auf den Tisch aufgeklebt und jede Erschütterung des letzteren sorgfältig vermieden wurde. So musste das Ei in der Stellung, welche es nach der Ruhigstellung einnahm, zufolge des Gesetzes der Trägheit verharren, so lange nicht Aenderungen der Massenvertheilung im Eie selber eine Drehung um den Schwerpunkt nöthig machten. Indess eine absolute Ruhe war nicht

[[1]) Die Quellung der Gallerthülle des Froscheies steht merkwürdiger Weise in Beziehung zur Entwickelung des von ihr umschlossenen Eies; denn wenn letzteres sich nicht entwickelt oder auf der Blastula und Gastrulastufe stehen bleibt, so nimmt auch der Binnenraum der Gallerthülle und die Menge des Fruchtwassers in ihm nicht mehr oder nur noch sehr wenig zu.]

herzustellen; und es war überhaupt nur dann ein Resultat zu erhalten, wenn Aenderungen der Massenvertheilung, welche zu Drehungen um eine andere, als die für unsere Versuche nöthige feste Axe, innerhalb unseres Untersuchungszeitraumes nicht vorkamen; ein Verhältniss, über welches nur durch die [8] Versuche selber Aufklärung zu gewinnen war, da wir eben die Lage der für uns festen Axe, das heisst der cephalocaudalen Richtung nicht kannten, sondern sie erst bestimmen wollten. Die Beobachtungen ergaben nun, dass in der That solche Veränderungen des Eies in der uns interessirenden Periode nicht vorkommen, sofern dieselbe nur möglichst abgekürzt wird, z. B. sofern wir den ersten Moment abpassen, in dem das entscheidende Stadium, die sichtbare Ausbildung der Rückenfurche zu erkennen ist. Sehr bald danach aber ändern sich, wie aus einer mitgetheilten Tabelle zu ersehen ist, die Massenverhältnisse derart, dass das Resultat durch eine Beobachtung erst zu dieser späteren Zeit vollkommen verwischt wird.

Die zweite Schwierigkeit bildete die Fixirung der Gallerthülle. Es war hier das Problem zu lösen, wie eine elastische, sich gleichmässig ausdehnende Kugel derart in einer Flüssigkeit zu fixiren ist, dass sie beim Ausdehnen nicht gehemmt wird und andererseits keine Drehung erfährt. Ich fixirte zunächst die Eier auf dem Wachs, mit welchem die Glasschalen zu diesem Zwecke ausgegossen waren, durch feine Insectennadeln, welche durch die periphere Zone der Gallerthülle senkrecht in den Boden eingestochen wurden. Ich glaubte dadurch eine zwar mit geringer, aber doch bei mehr als vier, bei sechs, acht Nadeln allseitig ziemlich gleicher und daher nicht zu Drehungen Veranlassung gebender Compression verbundene, genügende Fixation hervorbringen zu können. Indessen das Resultat entsprach nicht den Erwartungen. Daher wurde weiterhin versucht, durch eine geringe Dehnung der Gallerthülle beim Aufstecken, die durch die Quellung entstehende Compression zu bekämpfen, wovon ich mir einen günstigen Erfolg versprach, da zugleich durch Einlegen in Eiswasser die Entwicklung der befruchteten Eier verzögert wurde, so dass die Quellung zur Zeit der Fixation vor Eintritt der Furchung schon weiter vorgeschritten war, als bei ungehemmter Ent-

wickelung. Aber selbst bei Verzögerung des Beginnes der Furchung und der Fixation auf 10 Stunden wurde das Ziel nicht erreicht. Nachdem ich mich von der absoluten Ungeeignetheit dieser Methode überzeugt hatte, probirte ich zwei neue Arten der Fixation. Erstens die Suspension der Eier an einer durch die Gallerthülle gestossenen, wagrecht befestigten Nadel, [**9**] zweitens die Fixirung durch unter einem Winkel von 45 Grad zum Boden in den unteren Theil der Gallerthülle gestossene regulär angeordnete Nadeln. Warum die erstere dieser Befestigungsarten nicht zum Ziele führte, weiss ich nicht; ich vermuthe nur, dass die stärkeren Schwankungen, welche bei Erschütterungen durch vorüberfahrende Wagen dabei eintraten, die Ursache davon waren. Die zweite Methode, welche bei dem Vorhandensein einer leichten Verschiebbarkeit der Gallerthüllen an den Nadeln theoretisch ziemlich genügend erscheint, ergab bessere Resultate. Die Schwierigkeit besteht aber bei ihr darin, die Nadeln vollkommen regulär unter sich und zum Eie zu vertheilen, weshalb die Fixation mit blos zwei Nadeln sich am meisten bewährte. Es soll unten das Resultat dieser Methode im Einzelnen mitgetheilt werden.

Da unser Zweck ist, die Zeit der ersten Bestimmung der Körperaxen des Embryo zu ermitteln, und da beim Froschei, wie bei allen telolecithalen Eiern, also den Eiern mit einseitig angehäuftem Nahrungsdotter die Rücken- und Bauchseite schon durch dieses Lageverhältniss bestimmt ist, indem die Seite der Lagerung des Nahrungsdotters stets zur Bauchseite wird[1]), so war also blos die „eine“ noch fehlende Richtungsbestimmung der Medianebene zu ermitteln. Diese Bestimmung muss in die Zeit vor dem sichtbaren Auftreten der Rückenfurche, also in die Zeit der Gastrula, der Blastula oder der Furchung fallen.

Die Furchung stellt die ersten äusserlichen Entwickelungsvorgänge dar, und diese sind zugleich unter sich bestimmt gerichtete; während die Blastula ausser der dorsoventralen äusserlich keine Richtung weiter unterschieden zeigt. Von der Gastrula ist es bekannt, dass schon bald nach Beginn ihrer Bildung die Rückenseite des Blasto-

[1]) Dies war zur damaligen Zeit die allgemein für richtig gehaltene Auffassung. Siehe dagegen Nr. 21 S. 158 und Nr. 23 S. 698.]

porus an dunklerer Färbung kenntlich ist, womit zugleich der Punct bezeichnet ist, an dem die Rückenfurche sich zu entwickeln beginnt. Ich war aber nicht im Stande, dieses früheste, übrigens auch bezüglich der künftigen Richtung der Rückenfurche noch etwas unbestimmte Stadium beobachten zu können, da die bezügliche Stelle des Eies stets unten liegt, während für uns blos die Oberfläche der Beobachtung zugänglich war. Da die Blastula keine Richtungen erkennen lässt, so ging ich direct zur Furchung zurück und [**10**] zwar auf den Ausgangsmoment derselben. So stellte ich die Frage:

Besteht zwischen der Richtung der ersten Furchungsebene und der Richtung der Medianebene des späteren Embryo irgend eine constante Beziehung oder sind beide vollkommen unabhängig von einander?

Im ersteren Falle musste ein constantes Winkelverhältniss beider Richtungen sich ergeben, im letzten mussten immer verschiedene Winkelgrössen sich darstellen.

Die thatsächlichen an Rana fusca angestellten Beobachtungen ergaben nun zunächst das letztere Verhalten; es traten wiederholt bei Versuchsreihen von 12 bis 16 Eiern Winkel aus allen Decaden von 0—90° hervor; und bei der Constanz dieses Auftretens lag es in der That sehr nahe, dieses als das richtige Resultat anzusehen und weitere Versuche zu unterlassen. Trotzdem aber sagte ich mir, dass auch ein solches Resultat nur nach Beseitigung aller nur denkbaren und sich zeigenden Fehlerquellen als sicher angenommen werden dürfe, und dass also im vorliegenden Falle ein „solches" Resultat überhaupt nicht „feststellbar" sein könne, da die eine Fehlerquelle, welche aus der Suspension des Eies in einer Flüssigkeit auch bei den geringsten Erschütterungen folgt, weder zu beseitigen noch zu messen ist. Also unsere Untersuchung konnte ein einen „sicheren" Schluss gestattendes Resultat überhaupt nur dann geben, wenn eine annähernd „constante" Beziehung in verschiedenen Versuchsreihen hervortrat, da bei der Inconstanz der Grösse der Fehlerquellen diese für sich kein constantes Resultat hervorbringen konnten. Zeigte sich aber dauernd ein inconstantes Resultat, so waren wir unfähig, zu entscheiden, ob dies das

wahre Resultat selber oder blos die Wirkung der Fehlerquellen sei; und wir gewannen somit überhaupt kein Resultat.

Diese Gründe und dabei die Ueberzeugung, dass doch irgend eine feste Beziehung zwischen den bezüglichen Richtungen bestehen müsse, dass unmöglich die Continuität der Richtungen des „normalen" ersten embryonalen Geschehens an einer Stelle unterbrochen sein könne, und dass eine der Hauptrichtungen normaler Weise nur durch einen Zufall, das heisst durch eine nicht normirte äussere Einwirkung bedingt werde, veranlassten [**11**] mich unermüdlich die Fehlerquellen aufzusuchen und zu vermeiden [s. Nr. 27 S. 330].

Das erste etwas „bessere" Resultat, das heisst, welches schon eher eine constante Beziehung zwischen der ersten Furchungsebene und der späteren Medianebene hervorblicken liess, ergab die Fixation des Eies mit zwei unter Winkeln von 45° gegen den Boden geneigten Nadeln, nach vorausgegangener 6stündiger Behandlung mit Eiswasser. Beim ersten Versuche mit dieser Methode entwickelten sich blos drei Eier bis zur Anlage der Rückenfurche, und sie zeigten Richtungsdifferenzen beider Ebenen von **2°**, **10°** und **14°**. Da beide Ebenen normaler Weise stets in Richtung der Schwerkraft stehen, so ist ihr Neigungswinkel leicht von oben zu messen.

Nur in seltenen Fällen war die Medianebene gegen die Horizontale geneigt; in diesen auf eine äussere Hemmung oder auf eine innere Abnormität deutenden Fällen war fast immer auch der Winkel beider uns angehenden Ebenen ein grösserer.

Die zweite Versuchsreihe mit dieser Methode ergab das folgende Resultat. Da ich bei der vorletzten Versuchsreihe zuerst die Beobachtung gemacht hatte, dass die bereits etwas weiter entwickelten Rückenfurchen stärker von der in die Wachsplatte eingezeichneten Richtung der ersten Furchungsebene abwichen, als die eben erst zum Vorschein kommenden Furchen, so schloss ich daraus auf eine Drehung des Eies nach dem Auftreten dieser Furchen, weshalb ich von da an mich bemühte, immer bei allen Eiern den ersten sicheren Moment zu beobachten, wo die Richtung der Rückenfurche in genügender Weise über den Rand der nach oben gewendeten Fläche

des Eies zum Vorschein gekommen war, um sicher gemessen werden zu können. Aus diesem Grunde wurde bei den nächsten Serien auch die Grösse dieses Fehlers durch wiederholte Messungen bestimmt und die folgende Tabelle gewährt zugleich den Einblick in dieses Verhältniss.

Betrachten wir zunächst die zuerst beobachteten Resultate, so betragen die Abweichungen der beiden Ebenen in fünf von den acht Fällen nur Null bis zehn Grad; und nehmen wir die drei Resultate des ersten Versuches mit dieser Methode hinzu, so fallen von 11 Eiern bei sieben derselben die beiden Ebenen [**12**] fast zusammen, bei einem weiteren beträgt die Differenz nur 14⁰ und nur bei drei von elf zeigen sich grössere Winkeldifferenzen, von 20⁰, 28⁰ und 67⁰.

	4^h früh	5^h	7^h	8^h	10^h	9^h abends
1.	9^0	20^0	26^0	44^0	67^0	67^0
2.	3^0	4^0	8^0	22^0	42^0	42^0
3.	4^0	4^0	4^0	28^0	58^0	58^0
4.	0^0	0^0	0^0	14^0	63^0	153^0
5.	10^0	14^0	20^0	20^0	33^0	33^0
6.	20^0	24^0	42^0	50^0	80^0	80^0
7.	28^0	28^0	37^0	45^0	35^0	50^0
8.	67^0	71^0	75^0	81^0	54^0	59^0

Betrachten wir die Querreihen, so sehen wir, dass bei einigen Eiern schon innerhalb einer Stunde eine Drehung von 10^0 stattgefunden hat, dass die Drehung in drei Stunden im Maximum 26^0 erreichte, und dass nach sechs Stunden zumeist ein neues Stadium des Gleichgewichts eingetreten war. Wären die Eier erst um 5^h zum ersten Male gemessen worden, so wäre das Resultat ein weit ungünstigeres gewesen, und um 7^h hätten wir schon ein Ergebniss mit dem früheren Charakter, mit Vertheilung der Winkel auf alle Decaden erhalten. Bei den beiden ungünstigsten Fällen, mit Abweichungen der Flächen von 28^0 und 67^0 findet sich die Bemerkung, dass diese Eier zur ersten Beobachtungszeit früh 4 Uhr schon am weitesten entwickelt waren, also wohl schon in Folge der Gestaltänderung sich gedreht hatten.

Bei der vorhergehenden Versuchsreihe beobachtete ich an einem

Eie einen räthselhaften Vorgang, welcher, da er nicht direct hierher gehört, in einer Anmerkung besprochen werden soll [1]).

[**13**] Die nächste Verbesserung der Fixationsmethode bestand

1) Eines der Eier gelangte nämlich nach der Bildung der Medullarfurche und dem damit verbundenen Länglichwerden nicht zu einer Ruhestellung, sondern es drehte sich drei Tage lang mit zwischen 2—6 Minuten wechselnder Umdrehungsgeschwindigkeit rechts herum um die dorsiventrale Axe; aber einmal war eine Umkehr der Umdrehungsrichtung wahrzunehmen, welche ich nur eine halbe Stunde beobachten konnte, da dann die Beobachtung unterbrochen werden musste; und bei Wiederaufnahme derselben nach einigen Stunden drehte sich der Embryo wieder rechts herum. Erschütterung, Insolation der Morgensonne frei oder durch eine Loupe etwas verstärkt, Dunkelheit hatten keinen erkennbaren Einfluss auf die Umdrehungsgeschwindigkeit; dagegen schien Zusatz warmen Wassers dieselbe zu beschleunigen, Zusatz kalten Wassers sie zu verzögern. Die Kraft, welche die Umdrehung bewirkte, blieb räthselhaft, da die Umdrehungsaxe in der Gallerthülle verschiebbar war; bei Schiefstellung des Glases nämlich kehrte der Embryo in der Gallerthülle zu seiner wagerechten Stellung zurück und drehte sich weiter um die senkrechte Axe; damit wurde es unwahrscheinlich, dass vielleicht eine Art abnormer Weise vorhandener, gewundener Hagelschnur durch Aufdrehen der Windung beim Quellen die Umdrehung bewirke. Nur bei sehr starker Neigung wurde die Drehung durch die Wandung der Höhle gehemmt; man sah, dass der Embryo, wenn sein Kopf oder Schwanz an einer bestimmten Stellung ankam, sich nur ganz langsam bewegte, nachdem aber diese Stelle überwunden war, mit grösserer Geschwindigkeit die übrigen drei Quadranten durchlief. Bei noch stärkerer Neigung trat vollkommene Hemmung an der betreffenden Stelle ein. Die einzige Möglichkeit erschien mir danach die, dass elektrische Ströme links herum in der Oberfläche des Embryo vom Kopfe über die linke Seitenfläche caudalwärts und über die rechte Seite zurück zum Kopfe kreisten und dem Embryo so durch Rückstoss die Umdrehungsbewegung rechts herum ertheilten. Da ich meine Aufmerksamkeit bei der beschränkten Dauer der Laichperiode anderen Vorgängen zuwenden musste, unterblieben auf Nachweis dieser hypostasirten Ströme gerichtete Untersuchungen, obgleich mir noch fünf weitere solche „Wende-Embryonen" von zum Theil noch grösserer, zumeist aber geringerer Umdrehungsgeschwindigkeit vorkamen. So unterblieb auch der vielleicht ein interessantes Ergebniss liefernde Versuch, den Embryo electrisch zu tödten und dann das weitere Verhalten bezüglich der Umdrehung zu beobachten. Bei einem mit dem Brennglas getödteten Embryo hörte die Bewegung auf, was aber hierbei auch durch Coagulation der Suspensionsflüssigkeit bedingt sein konnte. Woher kommen aber die electrischen Ströme und warum sollen sie bei anderen, ebenfalls normalen Embryonen fehlen? Oder waren sie überall vorhanden und blos die Bewegungswiderstände in der Suspensionsflüssigkeit ungleich? Ganz langsame, stetige Umdrehungen à 20—30 Minuten scheinen in der That öfter vorzukommen. Die Bewegungen hören auf, wenn der Embryo so lang ist, dass er trotz der seitlichen Umbiegung des Schwanzes an die Gallerthülle anstösst.

[Diese Bewegung war schon von Swammerdam gesehen und bereits von Bischoff mit Recht auf Wimperbewegung zurückgeführt worden (siehe W. Preyer, Specielle Physiologie des Embryo. Leipzig 1885, S. 392).]

in der Befestigung durch zwei senkrecht zu einander derart durch die Gallerthülle gestossene Nadeln, dass die beiden Nadeln sich in der Mitte der innerhalb der Gallerthülle gelegenen Stücke berühren. Diese Nadeln wurden dann auf den Boden des Gefässes gelegt und mit einigen Stiftchen so befestigt, dass sie weder die Gallerthülle zerren, noch bei Er- [**14**] schütterungen schlottern konnten. Das Ei ruht hierbei auf einer sehr breiten Fixationsfläche, und die Gallerthülle kann sich fast ungehemmt ausdehnen, ohne dass die geringste Drehung möglich ist. Die mit dieser Methode gewonnenen Winkel betrugen **0°**, **0°**, **0°**, **1°**, **2°**, **2°**, **2°**, **5°**, **11°**, **12°**, **15°**, **18°**, **21°**, **27°**, **40°**; also von 15 Fällen stimmen zehn fast überein, die weiteren fünf weichen successive weiter ab, aber nur zwei in höherem Maasse.

Gleichzeitig mit dieser Art wurde eine ganz neue, viel einfachere Methode versucht, welche auf einer Beobachtung meines Collegen Dr. Born beruht. Derselbe theilte mir mit, dass die Eier, welche in dem Gefäss, in dem sie befruchtet werden, sehr fest am Boden ankleben, wenn man sie in demselben belässt, und trotz der hochgradigen Auflockerung durch die Quellung noch nach einigen Tagen festhaften. Ich bezweifelte zunächst die Verwendbarkeit dieser Art der Fixation blos an der äussersten Peripherie der Hülle, weil bei der Auflockerung der Hülle und in Folge der kleineren Befestigungsfläche und der grösseren Entfernung derselben von dem Mittelpunct des Eies jede Erschütterung ein viel grösseres Schlottern desselben hervorbringen musste und hervorbrachte, als bei den früheren Methoden; dann erschien es auch zweifelhaft, ob wirklich die Fixation so lange genügend festhalten würde. Der Versuch ergab indess, dass die Fixation bei Rana fusca sogar noch einen Tag länger, als nöthig ist, anhält; und auch andererseits mussten die Vortheile die Nachtheile überwiegen, denn ich erhielt mit ihr die constantesten Resultate. Die meisten Eier, welche so sich selber fixirt hatten, und deren erste Theilungsrichtung in die Wachsplatte eingezeichnet war, waren, wie leider häufig, schon vor der Anlage der Rückenfurche abgestorben, so dass blos acht Eier mit folgenden Winkeln übrig blieben: **0°**, **0°**, **1°**, **1°**, **3°**, **5°**, **20°**, **27°**. Also von acht Eiern stimmen sechs fast absolut überein; zwei wichen ab, von denen aber das mit der grössten

Abweichung am Rande des Gefässes stand und in seiner Ausdehnung durch die Wandung des Gefässes gehemmt worden war. Ich erwartete nun, dass bei der hier möglichen, fast allseitig ungehemmten Ausdehnung der Gallerthülle auch die nachträgliche Drehung der Eier nach Bildung der Rückenfurche äusserst gering ausfallen würde; trotzdem standen sie [**15**] andern Tages in Winkeln von 61°, 30°, 31°, 84°, 74°, 85°, 88°, 90° zur Richtung der ersten Theilung.

In diesem Stadium der Untersuchung endigte die Laichperiode der Rana fusca, und es musste daher die Laichung der Rana esculenta abgewartet werden. Diese schob sich durch die Kälte im Mai sehr lange hinaus, um sich in den ersten warmen Tagen am Ende des Monats um so rascher zu vollziehen und in einer einzigen Woche ihren Abschluss zu finden. In Folge dieser Verkürzung der Periode konnten blos drei Versuchsreihen angestellt werden, welche durch die viel grössere Empfindlichkeit der Eier dieses Thieres ganz im Allgemeinen wie besonders gegen den schädlichen Einfluss des Wachses sehr gelichtet wurden. Andererseits machte sich eine besondere Eigenschaft Fehler schaffend beim ersten Versuche geltend, welchen Fehlern erst nach Erkenntniss der Ursache bei den beiden anderen Versuchen begegnet werden konnte. Die Eier kleben nämlich im Uterus aneinander, und bei dem Versuch, sie in der Samenflüssigkeit zu vertheilen, bilden sich feine Fäden, welche sich während der ganzen Dauer des Versuches erhalten und so die Eier untereinander und ausserdem noch mit dem Boden verbinden. Da sie auf dem Wachsboden nicht gut sichtbar sind, war mir ihr Andauern entgangen und erst das ungünstige Resultat des Versuches machte mich auf sie aufmerksam; sie wurden daher in den beiden nächsten Versuchen sorgsam entfernt; im letzten Versuch wurde schon ihre Bildung möglichst vermieden, da nach den Erfahrungen des zweiten Versuches die Entfernung nicht gut vollkommen möglich ist. Bei den beiden letzten Versuchen wurden ausserdem Glasgefässe ohne Wachsboden bevorzugt, einerseits wegen der stark giftigen Wirkung des letzteren, zweitens weil die Wachstafeln oft feine Poren besassen, welche die Verschiebung des Befestigungstheiles der Gallerthülle auf dem Boden einseitig hemmen und so Drehungen veranlassen mussten;

drittens weil bei dieser Art der Befestigung die Wachstafeln überhaupt überflüssig waren, indem die Notirung der Richtungen fast ebenso genau auf einem Blatt Papier, welches seitlich überstehend aussen auf den Boden der Glasschale aufgeklebt war, an einer Situationsskizze der Eier geschehen konnte.

Die Resultate an Rana esculenta waren nun folgende: Beim ersten, noch mit nachweisbaren Fehlern behafteten Ver- [**16**] such: 0°, 0°, 1°, 5°, 12°, 22°, 30°, 42°, 60°, 67°, 75°. Beim zweiten Versuch, mit nachträglicher Entfernung der vorhandenen Verbindungsfäden zwischen den Eiern: 1°, 2°, 4°, 6°, 9°, 11°, 18°, 25°, 48°.

Beim dritten Versuch unter Vermeidung der Entstehung solcher Fäden: **0°, 0°, 0°, 0°, 1°, 3°, 4°, 5°, 5°, 6°, 7°, 8°, 10°, 22°, 29°**. Von 15 Eiern fielen also bei 13 die Richtungen der ersten Furchungsebene und der Medianebene des Embryo vollkommen oder fast vollkommen zusammen, nur in zwei Fällen waren erhebliche Abweichungen, von 22° resp. 29°, vorhanden.

So ist es uns also gelungen, nach einem langen Kampfe mit den Fehlerquellen dieselben derartig zu unterdrücken, dass von der anfänglichen vollkommenen Zerstreuung der Winkeldifferenz auf alle Decaden eine fast vollkommene Concentration derselben um die Nulllage sich als constant hergestellt hat.

Die noch verbleibende kleine Abweichung von 5° bis 10° wird jeder, der einmal derartige Versuche gemacht hat, bei der Kleinheit der runden schwimmenden Kugeln als so gering beurtheilen, dass er sich im Gegentheil wundern wird über die Möglichkeit, die Fehler so weit zu vermeiden. Die Concentration um den Nullpunkt ist eine so evidente, dass sie wohl Niemand verkennen wird, um so mehr, als die Abweichungen sich, wie noch hinzugefügt werden muss, nach beiden Seiten hin, nach rechts und links, fast gleichmässig vertheilen. So ist es wohl berechtigt, wenn ich das hervorspringende Bestreben, die Richtungen beider Ebenen zusammenfallen zu lassen, als das Gesetzmässige auffasse und die gefundenen kleineren und grösseren Abweichungen nicht auf Abweichungen von dem Gesetz, sondern auf die noch

restirenden Fehlerquellen des Versuches zurückführe und so das Gesetz aufstelle:

Mit der Ebene der ersten Furchung wird [unter normalen Verhältnissen] beim Froschei zugleich auch die künftige Medianebene des Individuums bestimmt, und zwar fallen beide zusammen[1]).

Wenn wir jetzt die Bedeutung dieses Gesetzes im Speciellen erörtern, so wird noch deutlicher die Berechtigung, die gefundenen Abweichungen auf die Fehlerquellen zurückzuführen, hervortreten.

[**17**] Die erste Furchung theilt das Eimaterial in zwei gleiche Hälften, und nach der Vollendung der Theilung wird normaler Weise nur noch wenig Material bei den folgenden Furchungen über diese Grenze geschafft. Wenn nun die spätere Medianebene, welche den Organismus in zwei symmetrische Hälften theilt, constant in diese Gegend der Furchungsebene und nachweisbar oft mit ihr zusammenfällt, so geht daraus hervor, dass die erste Furchung in diesen Fällen die Bedeutung der Zerfällung des Eimaterials in die den beiden späteren Körperhälften entsprechenden Theile hat. Darnach aber wird es unwahrscheinlich, dass in anderen Fällen ein durch die ganze Zelle durchgehendes Stück von 15 oder 20 Winkelgraden von je einer dieser beiden ersten Hälften nachträglich abgetrennt und zur Bildung der anderen Körperhälfte mit verwandt werde. [Bezüglich abnormer Verhältnisse siehe No. 31 S. 266 und No. 33.]

Nachdem so das Hauptresultat festgestellt und formulirt ist, muss der Leser noch etwas des Genaueren unterrichtet werden, unter welchen Umständen es gewonnen ist.

Nach dem Auftreten der ersten Furche wurde die Richtung derselben sofort in das Wachs oder auf das Papier fixirt. Aber oft kommt es vor, dass sich ihre Richtung, sei es durch Massenaustausch der beiden noch unvollkommen getrennten Theile, noch öfter aber durch Drehung des Eies erheblich ändert. Dies beides dauert gewöhnlich blos bis nach dem Beginn, resp. bis nach der Vollendung der zweiten Furchung, nach welcher dann ein neuer mit einem Kreuz

[1]) Ueber das Verhalten bei nachträglicher Zerlegung der ersten Furchungsebene nach der dritten Furchung durch Verschiebung der vier oberen Zellen um 45° gegen die vier unteren siehe Nr. 28, S. 667].

bezeichneter Strich gemacht wurde. Diese also oft blos durch Drehung, oft aber auch durch wirklichen Massenaustausch veränderte resp. corrigirte Richtung der ersten Furchungsebene ist es, auf welche unsere [ein constantes Verhalten ergebenden] Messungen sich beziehen.

Auf die eventuell alterirende Wirkung der Bildung einer sogenannten Brechungsfurche, welche durch flächenhafte Berührung zweier sich normaler Weise blos mit den Kanten gegenüberstehenden Furchungskugeln der zweiten Theilung entsteht, und stets die eigentlichen Hauptfurchen ablenkt, hatte ich anfangs geachtet; aber zu dieser Zeit waren die Fehler der Methode noch zu gross, um solche Feinheiten beurtheilen lassen zu können. Bei der letzten Versuchsreihe mit R. fusca und bei R. escul. war diese Furche aber nicht wieder aufgetreten. [**18**) Bei den „späteren" Theilungen stellen sich öfter Zellen wieder in die Medianlinie und vertheilen ihr Material bei den weiteren Theilungen auf die beiden Ei- also auch Körperhälften, ohne indessen in Folge ihrer Kleinheit im Stande zu sein, die Richtung der Medianlinie dadurch zu ändern [1]).

Mit diesem Resultat ist also die Richtung der Medianebene festgestellt und zwar ist die erste Furchungsebene, wie sie durch die nächste Furchung corrigirt wird, schon die Medianebene. Damit ist zugleich auch die dorsiventrale Richtung genauer bestimmt, als dies am unbefruchteten Ei durch die Polarität des Keim- und des Nahrungsdotter angedeutet ist; denn die erste Furche geht nicht immer durch die Mitte des Bildungsdotters, wohl aber durch die Mitte des ganzen Eies. [Diese Abweichungen sind durch etwas zu geringen Wasserzusatz und dadurch veranlasste Zwangslage des Eies bedingt, s. Nr. 20 S. 43.]

[1) Da diese Vorgänge nicht immer stattfinden, also atypisch sind, so können diese an einen abnormen Ort gelangten Zellen nicht zufolge ihrer ursprünglichen normal activirten Qualitäten, also auch nicht von selber zu den dieser Lagerung entsprechenden Theilen des Embryo sich entwickeln; sondern sie müssen von den Zellen des Hauptcomplexes aus zur richtigen, ihrer Lagerung im Ganzen entsprechenden Differenzirung veranlasst werden. Da aber zugleich auch diese in ihrer normalen Anordnung etwas gestört, wenn auch weniger alterirt worden sind, so muss dasselbe in entsprechend minderem Maasse auch an ihnen stattfinden; so dass also nicht mehr normale s. directe, sondern indirecte Entwickelung vorliegt, welche unter Activirung von idioplastischem Reservematerial in den Zellen und von Regulationsmechanismen stattfindet (siehe Nr. 28 S. 667 und Nr. 31 S. 279).]

B. Zeit der Bestimmung der Qualitäten kopf- und schwanzwärts bei gegebener Hauptrichtung.

Es fehlt nun noch als letzte Bestimmung an den Hauptrichtungen die Entscheidung über die Qualitäten kopf- und schwanzwärts; und es ist die Frage: Wird die Entscheidung darüber, welches Ende der Medianebene resp. der ersten Furchungsebene den Kopf, welches den Schwanztheil liefern soll, auch schon in den Anfangsstadien der Furchung getroffen; oder ist vielleicht die Bestimmung dieser Differenz erst einer späteren Entwickelungsstufe und vielleicht unter Betheiligung einer äusseren Einwirkung vorbehalten?

An den Eiern von Rana fusca konnte ich darüber zu keinem Resultate kommen, da die Furchung hier zu unregelmässig und andererseits zugleich auch wieder zu regelmässig verlief; letzteres, weil die drei ersten Meridianfurchen alle grösste Kreise waren, welche sich alle in denselben beiden Puncten schnitten; zu unregelmässig, weil die weitere Furchung kein typisches Schema erkennen liess, wozu wohl die in den meisten Fällen stattgehabte Eisbehandlung beitragen mochte.

Bei Rana esculenta verlief die Furchung fast stets nach beiden Richtungen hin so günstig, dass ich schon an der ersten Serie Eier das charakteristische Furchungsschema aufstellen konnte, welches dann durch die beiden folgenden Serien, von kleinen Abweichungen abgesehen, durchaus bestätigt wurde. Dieses so einheitlich und leicht erkennbar aufgetretene Furchungsschema ist aber wesentlich verschieden von den neuerdings [**19**] von Rauber[1]) für dieselbe Species aufgestellten Schemata, welche auch unter sich selber in hohem Maasse von einander abweichen. Aus diesem letzteren Verhalten lässt sich wohl ableiten, dass Rauber Eier mit verschiedenartig gestörten Furchungen vor sich gehabt hat; nur eines seiner Bilder (Fig. 34) lässt die Züge des von mir beobachteten Schemas erkennen (s. Nr. 20 S. 40).

1) A. Rauber, Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morphologisches Jahrb. Bd. VIII, Tafel XI, F. 1.

Die erste Furchungsebene geht auch hier durch den Mittelpunct des Eies und steht senkrecht. Die zweite Furchung erfolgt wie gewöhnlich rechtwinkelig zur ersten, liegt aber excentrisch und schneidet somit nur einen Kugelabschnitt ab. Dadurch ist von vornherein ein Unterschied zwischen den zwei durch diese Querfurchung getrennten Theilen des Embryo gemacht; es bleibt blos die Frage, zu welchem von beiden Körpertheilen der kleinere, resp. der grössere Abschnitt werden wird, und ob überhaupt eine constante Beziehung darin besteht.

Zunächst ist die excentrische Lage der zweiten Furchungsebene constant noch genauer bestimmt. Das Ei dieser Species stellt sich nämlich, jedenfalls zufolge einer inneren Verschiedenheit des specifischen Gewichtes des Materials (s. S. 120) immer so ein, dass die Mitte des braunen Poles nicht rein nach oben, sondern etwas nach einer Seite gerichtet ist; auf der andern Seite kommt daher oben etwas von der Randzone des weissen Poles zum Vorschein. Nach dieser letzteren Seite hin ist stets die zweite Furche excentrisch gelagert.

Das durch diese Einstellung entstehende Bild der oberen Hälfte des Eies wird stets durch die erste Furchungsebene annähernd symmetrisch getheilt; und da die Einstellung schon vor der zweiten Theilung (ich habe leider nicht beobachtet, ob auch schon vor der ersten Theilung oder schon vor der Befruchtung) erfolgt, so ergiebt sich, dass dieser Unterschied der vorderen und hinteren Körperhälfte schon sehr frühzeitig normirt wird.

Indem diese Excentricität und ihre Lage nach dem weissen Rande in die Diagramme eingetragen wurden, konnte am Beginn der Bildung der Rückenfurche beobachtet werden, welchem [**20**] Körpertheil der kleinere Kugelabschnitt entsprach; und so ergab sich ausnahmslos, dass es die hintere Körperhälfte ist, da ausnahmslos es diejenige Seite war, wo die Medullarfalten allmählich von unten nach oben zum Vorschein kamen[1]).

[1]) Dass diejenige Seite, „wo die Medullarfalten allmählich von unten nach oben zum Vorschein kommen", die „hintere" s. caudale Seite sei, wurde auf Grund der damals von Niemand bezweifelten älteren Angabe erschlossen, dass das Medullarrohr auf der

Es ist hierbei zu erwähnen, dass bei unseren Ranae esculentae die Rückenfurche mit den Medullarfalten nach dem von den Fischen her überkommenen Typus sich anlegen, indem sie vom Gastrulamund aus empor sich entwickeln. Dasselbe war bei den Ranae fuscae des Canton Wallis der Fall, während bei den Ranae fuscae der hiesigen Gegend zuerst die Anlage der Hirnplatte mit den vorderen Enden der Medullarfalten erfolgt, wie es auch O. Hertwig[1]) gesehen hat. Dieser Unterschied der Anlage des Centralnervensystems bei Thieren derselben Gattung resp. Species wird embryologisch von grossem Interesse, sobald man, wie berechtigt erscheint, annimmt, dass nicht die Processe an sich wesentlich verschieden sind, sondern dass blos eine „chronologische" Verschiedenheit bezüglich des Anfangs des Processes besteht. So folgert aus der erwähnten Verschiedenheit, dass die Medullarfalten sich vom Urmund aus nicht durch einen Sprossungsvorgang, welcher seinem Wesen nach mit Vorwärtsschiebung des Materials verbunden sein müsste, sich entwickeln, sondern dass der Faltenbildungsprocess blos über das ruhende Material vom Urmund aus abläuft und dabei die quere Schlussplatte als eine stets von neuem Materiale dargestellte Welle nach aufwärts und vorn sich fortpflanzt. Diesen Vorgang konnte ich an einem etwas abnormen Ei direct beobachten. Das Ei hatte in der Mitte des oberen Poles eine mit fein gewundenen Furchen versehene und dunkler

Oberseite des Eies zur Anlage käme. Da später Pflüger und ich nachwiesen (s. Nr. 21, S. 158), dass diese Auffassung unrichtig ist, sondern dass die Medullarplatte auf der Unterseite zur Anlage kommt und erst nachträglich durch Drehung um eine wagrechte transversale Axe um etwa 170° nach oben gelangt, sind die in dieser Abhandlung gegebenen Bezeichnungen von kopf- und schwanzwärts also gleichfalls unrichtig, und müssen miteinander geradezu vertauscht werden. Dies gilt natürlich auch für die Abbildungen der zugehörigen Tafel IV. In der 1884 verfassten Abhandlung Nr. 18 findet sich Seite 444 bereits die durch Unterlegung eines Spiegels gewonnene genauere Bestimmung, dass normaler Weise bei Rana esculenta, „der Urmund immer auf derjenigen Seite des Eies entstand, wo der weisse Pol mit einem Saum an der oberen Fläche des Eies sichtbar wurde". Danach war nun noch die Lage der Anlagestelle des Urmundes zur Kopf- und Schwanzseite des Embryo exakt zu bestimmen, was in Nr. 23 geschehen ist.]

[1]) O. Hertwig, Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Zweiter Theil. 1883.

braun gefärbte Stelle, und ich erwartete mit Spannung die Bildung der Rückenfurche, da diese Marke mir den wirklichen Vorgang der Ausbreitung der Medullarfalten erkennen lassen musste. Die Medullarfalten rückten nach ihrem Auftreten immer näher an die unbeweglich liegen bleibende braune Stelle heran und die Schlussplatte der Falten gelangte so an den vorderen Rand derselben, lief dann in ihr weiter, so dass sie in der Mitte stand, und schliesslich am Ende angelangt, blieb die Schluss- [**21**] platte als Gehirnplatte stehen. Der dunkelbraune Fleck blieb darauf am vorderen Ende des Medullarrohres, welches sich vollkommen normal weiter bildete, noch lange erkennbar. So wurde also direct beobachtet, wie diese Querfalte ohne jede Vorwärtsschiebung des Materials nach vorwärts sich fortpflanzte und dass diese Fortpflanzung unter wellenförmig fortschreitender Erhebung und Senkung des in loco verbleibenden Materials geschah. So können wir auch annehmen, dass bei den Ranae fuscae der hiesigen Gegend der Process, indem er am anderen Ende anfängt, blos eine Alteration der Richtung, welche in einer blos zeitlichen Alteration des Geschehens ihren Grund haben kann, erfahren hat; und es erscheint dabei nicht unverständlich, dass nun die Gehirnwulstbildung sich nicht in umgekehrter Richtung fortpflanzt, sondern auf ihren definitiven Ort beschränkt bleibt. Man wird am Schlusse ersehen, dass diese Ausführung nicht ohne Beziehung für die Consequenzen unseres Resultates bei der speciellen Anwendung desselben ist[1]).

Es sei nun noch das Furchungsschema der Ranae esculentae kurz skizzirt, da wir mit Hilfe desselben in die Lage versetzt werden, vorkommende Abweichungen der ersten Furchungen in ihrer Bedeutung zu erkennen. Figur 1 [auf

[[1]) Diese scheinbar so sichere Beobachtung erwies sich bei späteren Beobachtungen als nicht zuverlässig, indem sich zeigte, dass das oberflächliche Pigment selber gegen die unterliegende Eisubstanz verschoben wird und dass solche Flecken verschwinden und neue auftreten, welche letzteren man bei nicht continuirlicher Beobachtung leicht mit den früheren verwechseln kann. Deshalb habe ich später zwei sicherere Methoden zur Beurtheilung der erwähnten Verhältnisse der Bildung der Medullarplatte in Anwendung gebracht (siehe Nr. 21 S. 158 und Nr. 23).]

Taf. IV] stellt die beiden ersten Furchen auf dem bereits durch die erste Aequatorialfurche umgrenzten animalen Pol des Eies dar. Die punctirten Linien, welche die rechten Winkel des Furchungskreuzes halbiren, geben die „ersten“ Andeutungen der dritten Meridianfurche; aber diese Richtungen ändern sich, noch ehe die Furchen tief einschneiden, und zwar in der Weise, dass die Furchen schliesslich wie in Figur 2 verlaufen. In Figur 1 sind die der ersten Furchungsebene, also der Medianebene, anliegenden beiden Furchungskugeln jeder Körperhälfte die hintere mit a, die vordere, grössere mit b bezeichnet, die von der Medianebene ausgeschlossenen Zellen mit a′ und b′. Figur 2 zeigt nun, dass die dritten Meridianfurchen von ihrer, dem universellen Normalschema entsprechenden anfänglichen Anlage abweichen, und zwar in einer Weise, dass sie sich nicht mehr im Kreuzungspunct der beiden ersten Furchen schneiden, sondern derart, dass der Durchschnittspunct der dritten Furchen der hinteren, kleineren Eihälfte bei Ausführung der dazu erforderlichen Verlängerung weit hinein in die vordere Körperhälfte verlegt wird, während [**22**] der gleiche Kreuzungspunct der beiden dritten Meridianfurchen des vorderen Körperabschnittes entweder stehen bleibt, wie in Figur 3, oder, wie gewöhnlich, auch weiter in die vordere Körperhälfte hinein verschoben wird (Fig. 2). Daraus resultirt für die medialen Zellen der hinteren Körperhälfte, für a, a, eine schmale keilförmige Gestalt und für die lateralen Zellen a′ der vollkommene Ausschluss von der Medianebene. Für die lateralen Zellen der vorderen Eihälfte dagegen ergiebt sich aus dem Nachvorwärtsrücken der Durchschnittspuncte der beiden dritten Meridianfurchen eine quere Lagerung der Zellen zur Medianebene und eine ausgiebige Berührungsfläche beider aneinander in dieser Ebene (Figur 2), sofern nicht, wie nicht selten, die beiden keilförmigen Zellen a, a der hinteren Hälfte über das Gebiet der ursprünglichen zweiten Furche sich nach vorn verschieben und so die Zellen b′, b′ von einander trennen. Selten kommt eine annähernd symmetrische Anordnung auch um die zweite, um die excentrische Meridianfurche vor, wie Fig. 4 andeutet; noch seltener aber, zweimal von 32 Fällen, beobachtete ich eine mangelnde Excentricität der

zweiten Furche, womit sie dann wieder dem universellen Schema entspricht[1]).

In einem für uns besonders interessanten Falle endlich lag die „erste" Furche excentrisch, sie ging also nicht durch den Mittelpunct des Eies; und ihre Excentricität lag ganz wie bei einer normalen zweiten Furche nach dem von oben sichtbaren Saum des weissen Poles hin. Sie hatte somit zwei Eigenschaften der „zweiten" Furche. Die zu weit auftretende Furche dagegen halbirte das Ei und stand im Uebrigen senkrecht zur ersten und beide standen, wie normal, senkrecht zur Horizontalebene. Da ich ein typisches Furchungsschema kennen gelernt hatte, welches für jede der beiden ersten Furchen noch ein weiteres charakteristisches Merkmal enthält, so erwartete ich mit Interesse das Auftreten dieser weiteren Furchen, und in der That, obgleich die dritten Meridionalfurchen nicht vollkommen dem Schema entsprachen, so schien doch zu erkennen zu sein, dass die „zweite" Furche die Symmetrieebene darstellte. Volle Entscheidung konnte bei der Unregelmässigkeit der dritten Längsfurchen in diesem Falle blos die spätere Medullarfurche liefern. Leider aber starben sämmtliche Eier dieser Glasschale, wahrscheinlich durch Vergiftung durch das Wachs, [**23**] vor der Zeit ab. Immerhin bleibt das Vorkommniss interessant genug, um später auf ähnliche Vorkommnisse zu achten, da wir jetzt in der Lage sind, wenn auch die bisherigen einzigen Charaktere, die „chronologischen", verwechselt sein sollten durch die übrigen Charaktere die Furchen in ihrer wahren Bedeutung zu recognosciren[2]).

Als Gesammtresultat hat sich somit herausgestellt, dass alle Hauptrichtungen des Embryo schon zur Zeit der Bildung der zweiten Furche normirt sind; und daraus folgt, dass die normale embryonale Entwickelung in diesen Beziehungen von Anfang an ein festes System von Richtungen ist,

[[1]) Ueber die relative Grösse der Zellen als nächste Ursache dieser Lagerung der Furchen siehe W. Roux, Arch. für Entwickelungsmechanik Bd. II. 1895.]

[[2]) Weiteres über Anachronismen der Furchung siehe Nr. 18 S. 444, Nr. 20 S. 43 u. f. u. Nr. 22 S. 22.]

welches keine Unterbrechung zeigt, und wo einem späteren Zufalle [in dieser Beziehung] nichts mehr zur Bestimmung überlassen bleibt.

Sehen wir uns weiterhin nach Bestätigung oder Erweiterung unseres Resultats auf den Gebieten anderer Thiertypen um, so liegen manche Beobachtungen vor, welche zu diesem Zwecke sich eignen.

Bezüglich der Bestimmung der Längsaxe des Thieres schon mit oder vor der ersten Furchung findet sich bei L. Auerbach[1]) die Angabe, dass bei dem länglichen Ei von Ascaris nigrovenosa aus dem einen spitzeren Pol, welcher im Eileiter uteruswärts liegt, und welcher vermuthlich zuerst vom Samen getroffen wird, sich der Kopftheil des Wurmes entwickelt. Da hier die specifische Gestaltung des Eies wohl durch die Wirkung des Eileiters bedingt ist, die Richtung des Eileiters aber zugleich auch die Stelle des eindringenden Samens bestimmt, so lässt sich nicht entscheiden, ob die Bestimmung, dass der spitze Theil das Kopfende liefert, dem Ei schon vor der Befruchtung inhärirt, oder ob erst durch Vermittelung der stets von dieser Seite her erfolgenden Befruchtung diese Entscheidung getroffen wird. Die Längsaxe des Thieres aber ist schon im Ei bestimmt, der Zweifel bezieht sich blos auf das Vorn und Hinten an derselben. Der Autor schildert ausführlich die Umdrehung der conjugirten Kerne um 90 Grad, ferner die weiteren Theilungen, ohne bei der sonst so minutiösen Beschreibung [**24**] aller Nebenumstände der Schwierigkeiten zu erwähnen, die es der Beobachtung hätte machen müssen, wenn diese Vorgänge nicht in bestimmter Stellung zur Richtung der optischen Axe des Mikroskopes sich vollzogen hätten. Es scheint demnach berechtigt, zu vermuthen, dass letzteres der Fall gewesen ist, das heisst, dass die Umdrehungsaxe der conjugirten Kerne wie die ersten Furchungsebenen annähernd senkrecht gestanden haben[2]). Da die Lagerung des Eies im breitgedrückten Eileiter eine zufällige und unveränderliche ist, so folgt, dass das „äussere“ Moment einer geringen „Quetschung“ durch das Deckglas schon von Anfang an Veranlassung

1) L. Auerbach, Organologische Studien, 1874—1875. S. 195 u. flgde.

[2) Diese damals von mir geäusserte Vermuthung hat jüngst Herr Auerbach mündlich bestätigt (siehe F. Braem im biolog. Centralbl. 1894 S. 341.]

gewesen sei, dass die Umdrehung der conjugirten Kerne senkrecht zur Druckrichtung vor sich geht und weiterhin, sei es damit zugleich oder unabhängig davon, auch die senkrechte Richtung der ersten Furchungsebenen bestimmt werde.

Nachdem aber einmal diese Entscheidungen beim Anfang der Entwickelung getroffen sind, werden sie auch für den ganzen ferneren Verlauf derselben massgebend bleiben müssen.

Weiterhin lassen die Abbildungen von CH. JULIN[1]) über die Entwickelung des Männchen von Rhopalura Giardii sehr deutlich erkennen, dass auch hier durch die erste Furche schon die Richtung der Längsaxe des Thieres und zugleich die Entscheidung über vorn und hinten getroffen wird; nur liegt diese Axe nicht, wie beim Frosch, in der Richtung der „ersten" Furchungsebene, sondern steht senkrecht dazu; sie liegt also in der Richtung der ersten Kernspindel, gleich wie bei Ascaris nigrovenosa. Die erste Theilung zerlegt nämlich das Ei von Rhopalura in eine grössere und eine kleinere Zelle, von denen die erstere lange Zeit ungetheilt bleibt und dabei von den Nachkommen der letzteren Zelle nur unvollkommen eingehüllt wird, so dass der der kleinen Zelle abgewendete Theil der grossen Zelle lange genug frei bleibt, um mit Hilfe der weiteren Bildungen das Vorn und Hinten sicher unterscheiden zu können. Die kleinere Zelle liefert hier das Ectoderm, die grössere das [**25**] Entoderm. Die Abbildungen von VAN BENEDEN über die Entwickelung der Conocyema polymorpha[2]) deuten auf ganz das gleiche Verhalten hin.

Dagegen stehen unsere obigen Beobachtungen im Widerspruche mit der älteren Angabe VAN BENEDEN's[3]), dass beim Kaninchen die Segmente der ersten Furchung dem Epiblast und dem Hypoblast entsprächen. In Anbetracht aber der Schwierigkeit einer derartigen Feststellung bei der Säugethierentwickelung und des Umstandes, dass

1) CH. JULIN, Contribution à l'histoire des Mezoaires. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides. Arch. de Biologie T. III, 1882.

2) Arch. de Biologie, T. III, pl. VIII.

3) VAN BENEDEN, Développement embryonnaire des Mammifères. Bull. de l'Acad. Belgique 1874.

diese von den Beobachtungen anderer Untersucher abweichende Angabe noch keine Bestätigung gefunden hat, können wohl zunächst erst letztere abgewartet werden, ehe wir uns ein Urtheil darüber zu bilden versuchen.

Fragen wir zuletzt noch nach den Ursachen, welche die so früh bestimmten Hauptrichtungen normiren können, so entziehen sich die Ursachen derjenigen Richtungen, welche schon vor der Befruchtung bestimmt werden, zur Zeit fast gänzlich unserer Beurtheilung. Es ist aber nicht zu übersehen, dass eine einzige Richtung ohne den Charakter des Räthselhaften entstehen kann, sofern zwei verschiedene Substanzen im Eie vorhanden sind, welche die Neigung haben, sich von einander zu scheiden, wie dies bei dem Vorhandensein von Nahrungs- und Bildungsdotter zumeist der Fall ist. Wenn von diesen jeder sich für sich sammelt, so entstehen zwei Massen, durch deren Mittelpuncte eine Richtung, die dorsiventrale Richtung, bestimmt ist; und wenn dann zugleich der Bildungsdotter specifisch leichter ist, als der Nahrungsdotter, so wird er sich bei schwimmenden Eiern stets nach oben richten (s. S. 19 u. Nr. 19 S. 5). Ob aber durch dieses Moment allein schon die senkrechte Stellung der beiden ersten Furchungsebenen bestimmt wird, oder ob die erste Furchungsebene allein durch den nach oben verlegten Massenmittelpunct der specifisch leichteren Substanz und durch den Massenmittelpunct des ganzen Eies vollkommen bestimmt wird und aus diesem Grunde [**26**] die senkrechte Stellung erlangt, oder ob hierbei noch andere Momente mitwirken, darüber müssen wir uns zur Zeit des Urtheils enthalten. Ich will nur noch darauf hinweisen, dass uns die centrolecithalen Eier der Arthropoden, bei welchen der Nahrungsdotter in der Mitte des Eies eingeschlossen ist, und die alecithalen Eier der Säuger, wo die geringe Menge vorhandener Dotterkörner im ganzen Eie vertheilt ist, darauf aufmerksam macht, dass immerhin die Sonderung des Nahrungs- und des Bildungsdotters auf zwei verschiedene Seiten des Eies schon ein besonderer Vorgang ist, welcher nicht ohne Weiteres als selbstverständlich anzunehmen ist.

Soweit die Richtungen erst nach der Befruchtung entstehen, kann man daran denken, dass die *Befruchtung irgendwie mit richtungsbestimmend wirke*; dass z. B. der *Conjugationsrichtung des weiblichen und männlichen Vorkernes dabei eine entscheidende Bedeutung zukomme*; eine Vermuthung über deren eventuelle Berechtigung natürlich nur die directe Beobachtung an durchsichtigen Eiern Aufschluss zu geben vermag (s. Nr. 20 S. 19 u. Nr. 21). Vor einer *Ueberschätzung dieses vermuthlichen Einflusses des Befruchtungsvorganges auf die Richtungsbestimmung* wird uns die Erwägung schützen, dass es Thiere giebt, wo sowohl befruchtete und unbefruchtete Eier vollkommen entwickelungsfähig sind, und dass selbst Eier der Wirbelthiere ohne Befruchtung erste Stadien der Entwickelung zu durchlaufen vermögen. Diejenigen Richtungen, welche unter allen nöthigen Cautelen vorgenommene Wiederholungen der Beobachtung als an *unbefruchteten* Wirbelthiereiern auftretend nachweisen werden, können dann also sicher nicht als von der Richtung des eindringenden Samenfadens resp. von der *Copulationsrichtung der beiden Vorkerne* abhängig aufgefasst werden.

Schliesslich sei noch die Bedeutung unseres Resultates für ein pathologisches Vorkommniss, [für die *Missbildungen mit Verdoppelung der Axenorgane*] angedeutet.

Wir haben die Axenbestimmung als einen bereits mit dem Beginne der Entwickelung, also lange vor der Anlage der besonderen Axenorgane sich vollziehenden Vorgang kennen gelernt. Dies entspricht der Beziehung, dass *die Medianebene nicht blos der*
[**27**] „*Ort*“ *ist, an dem die* „*Axenorgane*“ *liegen*, sondern dass sie *diejenige Fläche ist, zu welcher in den beiden Körperhälften alles symmetrisch angelegt wird*.

Damit bleibt meiner Meinung nach wenig Wahrscheinlichkeit für die Annahme Ahlfeld's [1]), dass Druck der Zona pellucida auf das Bildungsmaterial des Embryo in einem Stadium kurz vor dem Auftreten der Primitivrinne die Fruchtanlage mit dem Erfolge zu spalten vermöge,

1) Fr. Ahlfeld, Die Missbildungen des Menschen. 1880. S. 10.

dass danach Doppelbildungen entstehen. Das Gleiche glaube ich bezüglich der Ansicht L. GERLACH's [1]), dass er durch Beschränkung der Athmungsgelegenheit in der Richtung der vorwachsenden Primitivrinne (mittelst Ueberfirnissen der Schale des Hühnereies auf der entsprechenden Stelle) eine Spaltung im Weitersprossen der Primitivrinne und damit in dem ganzen Embryo hervorzubringen vermöge und vermocht habe. Selbst wenn dieses Axenorgan oder die specielle Embryonalanlage durch diese Mittel spaltbar wären, so würde trotzdem unmöglich eine dem „Gesetz der symmetrischen Ausbildung um die eigene Medianebene und dem Gesetz der symmetrischen Vereinigung beider Individualanlagen" [W. ROUX] folgende Doppelbildung hervorgehen können; sondern höchstens würde ein aus zwei auseinanderstehenden symmetrischen Hälften bestehendes Doppelgebilde entstehen, dessen beide Theile durch nicht zu Organen geordnete Gewebebildungen in einen durchaus nicht den Gesetzen symmetrischer Ausbildung und Vereinigung folgenden Zusammenhang gebracht sind (s. Nr. 20 S. 46). Denn wir haben zur Zeit keine Berechtigung, den Axenorganen derartige differenzirende Wirkungen auf ihre Umgebung zuzuerkennen, dass von ihnen aus die Bildung der ganzen übrigen Theile der betreffenden Metameren ausgelöst, oder sonst veranlasst werden könnte. Vielmehr ist in Anbetracht unseres Resultates zu vermuthen, dass beide Processe, Axenbildung und die Vertheilung des Materiales für die Organe in frühester Zeit der Entwickelung stets gemeinsam sich vollziehen, dass sie beide Folgen eines [**28**] und desselben Vorganges sind; und bezüglich der Entstehung der Doppelbildungen werden wohl diejenigen der Wahrheit am nächsten kommen, welche mit B. SCHULTZE die Ursachen und die Entstehungszeit der Doppelbildungen in die früheste Zeit, also vor, während oder direct nach der Befruchtung verlegen, sodass von vornherein eine andere Materialvertheilung um zwei Axen

1) L. GERLACH, Ueber die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen beim Hühnchen. Sitzungsber. d. phys. med. Societät zu Erlangen vom 8. November 1880.

stattfinden kann[1]). [Ueber eine neue Möglichkeit erst späterer Entstehung von Doppelbildungen siehe Nr. 22 S. 287.]

Breslau, 11. Juni 1883.

[[1]) Die vorstehende Abhandlung stellt meine erste Untersuchung über die Probleme der Entwickelungsmechanik des Embryo dar. Ich stellte dieselbe an, nachdem die vorausgegangene Prüfung der angreifbaren Probleme mir das Problem der „Richtungsbestimmung" des gestaltenden Geschehens als eines der einer exacten Behandlung am meisten zugänglichen hatte erscheinen lassen, und nachdem das Nachdenken über die Methode der causalen Forschung mich zu der fruchtbar gewordenen Erkenntniss geführt hatte, dass wir vor der Ermittelung der Ursachen des gestaltenden Geschehens erst die Zeit und die Oertlichkeit der Ursachen erforschen müssen.

Diese erste Untersuchung hatte insofern ein besonderes Schicksal, als kurz nach dem Beginn derselben der bedeutende Physiologe E. Pflüger von anderer, engerer Fragestellung ausgehend, Versuche über die Wirkung der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen an der, Ende Mai und Anfang Juni laichenden Rana esculenta anstellte und dieselbe Beziehung der ersten Furche zur Medianebene auffand, als ich sie im März desselben Jahres an Rana fusca ermittelt hatte. Während ich jedoch vor der Publication des Ergebnisses 6 Wochen wartete, um dasselbe an Rana esculenta zu prüfen und so zu sichern und ihm allgemeinere Bedeutung zu geben, publicirte Pflüger das Ergebniss des ersten, am 6. Juni angestellten Versuches bereits am 10. Juni und gewann so eine Druckpriorität von 3 Tagen vor mir.

Obgleich Pflüger die Unabhängigkeit und Selbstständigkeit meiner Untersuchung ausdrücklich kundgiebt (Abhandlg. II S. 31 Pflüger's Arch. Bd. 32. 1883) und obgleich meine Fragestellung eine andere war, so hat diese Druckpriorität von 3 Tagen doch für mehrere Autoren genügt, um den Geheimrath Pflüger für den Eröffner des Gebietes der Entwickelungsmechanik und den jungen Privatdocenten für seinen Nachfolger auf diesem Gebiete auszugeben, obgleich wir dasselbe gleichzeitig von verschiedenen Seiten und mit wesentlich verschiedenen Absichten betreten haben: Pflüger mit der Absicht, ein einziges Agens (in genialer Weise) auf seine gestaltende Wirkung zu prüfen, ich um lebenslänglich auf ihm zu arbeiten und mit einem, auf Grund vorausgegangener Prüfung der vorliegenden Aufgaben, ausgesuchten Problem den Anfang zu machen.

Der erste Referent über beide Arbeiten, J. W. Spengel, berichtete (Biolog. Centralblatt 1883, S. 596) ausführlich über Pflügers Arbeit, mit einigen Zeilen über die meine und nahm von meiner Auffassung über die Art der Wirkung der Schwerkraft (s. S. 19 und 25) keine Notiz — vielleicht in wohlwollender Absicht, da ich die „fundamentale differenzirende Wirkung der Schwerkraft", an die damals auf Grund des Pflüger'schen Versuches allgemein geglaubt wurde, nicht erkannt, sondern die Wirkung der Schwerkraft blos als eine die ungleich specifisch schweren Eitheile einstellende richtig bezeichnet hatte.]

Figurenerklärung zu Tafel IV.

Die Figuren stellen die normale Einstellung des befruchteten Eies von Rana esculenta (s. viridis) von oben gesehen dar, sowie die Stellung der ersten Furchen zu dieser Einstellung.

Die Zahlen I—IV bezeichnen die Reihenfolge des Auftretens der Furchen.

Das Genauere siehe im Texte Seite 19, 20 und 21.

Die Bezeichnungen „Kopftheil" und „Schwanztheil" sind nach den in Nr. 20 und 23 mitgetheilten Beobachtungen mit einander zu vertauschen, da der Embryo erst durch Drehung des Eies um 170° die bezeichnete Stellung erlangt.

Nr. 17.

Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren.

Eine hypothetische Erörterung.

1883.

Leipzig, Wilhelm Engelmann, August 1883.

Inhalt.

Seite

Thatsachen der indirecten Kerntheilung 126

Functionelle Bedeutung derselben 129

Beliebige Halbirung der Kernmasse 129

Halbirung der Masse der einzelnen Qualitäten des Kerns: qualitative Halbirung . 129

Erfordernisse derselben 129

Zerlegung in viele Stücke 130

Ordnung derselben: . 131

Im einfachsten Falle 131

Im complicirten Falle 132

Fadenanordnung 133

Bestimmte qualitativ ungleiche Theilung 137

Definition des Zweckes der indirecten Kerntheilung 138

Bedeutung der Theilung des Chromatins 139

Bedeutung der Theilung des Achromatins 140

Drei- und vierfache Kerntheilung 140

Hauptacte der indirecten Kerntheilung:

„Moleculare Theilung“ 140

„Massensonderung“ 140

Mannigfaltigkeit der Qualitäten des Kerns 141

„Metastructur“ des Kerns und Protoplasmas 143

Bedeutung des Kerns für die Entwickelung und Regeneration . . . 143

[3] Die indirecte Kerntheilung ist jetzt durch die unermüdlichen Untersuchungen vieler ausgezeichneter Forscher als die fast alleinige Form der Kernvermehrung nachgewiesen; und nur in wenigen vereinzelten Fällen haben auch die gegenwärtigen Hilfsmittel das Vorkommen einer einfachen, directen Theilung des Zellkernes nicht verneinen können.

Damit ist an die Stelle des so einfachen REMAK'schen Schemas der directen Sonderung der Kernmasse in zwei Hälften ein sehr complicirter und in seiner Bedeutung unverständlicher Vorgang als der fast ausschliessliche getreten. Obwohl über manche Einzelheiten dieses Vorganges noch Differenzen der Anschauung bestehen, so treten doch aus den Beobachtungen aller neueren Forscher gewisse Hauptzüge des Geschehens übereinstimmend hervor. Es ist daher wohl nicht mehr verfrüht, nach der Bedeutung dieser gemeinsamen Hauptzüge zu fragen und zu suchen.

Die Frage nach der Bedeutung eines biologischen Vorganges kann in zweifacher Beziehung gestellt werden. Einmal in Beziehung auf die Function desselben für das biologische Gebilde, an welchem er vorkommt; zweitens aber kann die causale Bedeutung, können die Ursachen, denen er seine Entstehung und seinen Fortgang verdankt, Gegenstand unseres Interesses und unserer Forschung sein.

In den folgenden Zeilen wollen wir uns über die erstere Frage einige Aufklärung zu verschaffen suchen; hoffen aber, in kurzer Zeit auch über die zweite Beziehung einige Mittheilungen machen zu können.

[4] Der Vorgang der indirecten Kerntheilung lässt sich nach den jüngsten Untersuchungen FLEMMING's[1]), STRASBURGER's[2]) und PFITZNER's[3]), sowie nach den zusammenfassenden Werken der beiden ersten Autoren[4]) in seinen Hauptzügen folgendermassen skizziren.

1) Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XX.

2) l. c. Bd. XXI.

3) l. c. Bd. XXII. Heft 4.

4) ED. STRASBURGER, Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. Jena 1880. W. FLEMMING, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882.

Eine Vermehrung des Chromatins in dem feinen Chromatinfadennetz, welches den ruhenden Kern durchzieht, leitet den Theilungsvorgang ein; der Nucleus geht in diesem Netze auf; das ganze Chromatin ordnet sich zu einem einzigen unverästelten, relativ dicken Faden, welcher seinerseits aus einer einzigen Reihe von Chromatinkügelchen hergestellt wird und einen lebhaft in seinen einzelnen Theilen bewegten Knäuel formt. Alsdann Herstellung einiger Ordnung in diesem Knäuel, indem der Faden sich mehr an der Peripherie der Kernhöhle unter Freilassung des Centrums derselben anlagert und gleichzeitig mehr oder weniger regelmässige, annähernd radiär gestellte Schlingen bildet: Kranzform des Chromatinfadens. Im Centrum Auftreten eines Achromatinkörperchens, von welchem Achromatinfäden radiär gegen die centralerseits gelegenen Umbiegungen der Schlingen sich erstrecken. Zertheilung des bisher einheitlichen Chromatinfadens in annähernd gleichlange Segmente. Diese Segmentation kann angeblich auch schon im Stadium der unregelmässigen Knäuelform erfolgen, die Segmente haben annähernd die Länge des Durchmessers der Kernhöhle. Anordnung sämmtlicher Segmente unter winkeliger Biegung derselben, soweit sie dieselbe nicht schon haben, mit der Umbiegung der Schlinge gegen das Achromatinkörperchen als Centrum und unter radiärer Divergenz der Schenkel: Sternform der Chromatinfigur. Dieser Mutterstern kann räumlich allseitig gleich entwickelt sein oder aber von den beiden Seiten der zukünftigen neuen Zellen her abgeplattet sein und so eine Aequatorialplatte zwischen denselben herstellen.

[5] In diesem Stadium, angeblich auch schon im Kranzstadium oder sogar im Knäuelstadium erfolgt eine Längsspaltung der Fadensegmente, welche auf einer Theilung jeder Chromatinkugel in zwei Hälften beruht, so dass aus jeder Kugelreihe zwei nebeneinander liegende Reihen, aus jeder Mutterschlinge also zwei Tochterschlingen hervorgehen.

Ferner Theilung des Achromatin-Körperchens in zwei Theile, welche rasch sich von einander trennen, bis sie in die schon länger vorhandenen beiden Radiationscentren des Zellprotoplasma, in die Centren der künftigen neuen Zellen getreten sind. Die Achro-

matinfäden, welche von dem Achromatinkörperchen zu den central gelegenen Schlingenumbiegungen gehen, bilden danach zwei conische Fadenspindeln, deren einander der Lage nach entsprechende Fäden sich ineinander fortsetzen. Längs dieser Fäden gleiten die Chromatinschlingen mit ihrer Umbiegungsstelle voran gegen die beiden neuen Polcentren hin.

Auf diesem Wege nach den neuen Centren bietet die Gesammtheit der Schlingen jeder Tochterzelle, in Folge ihrer Richtung auf das neue Centrum hin, Aehnlichkeit mit einem Stern dar, besonders bei Ansicht längs der Theilungsaxe: die Tochtersterne; und indem sich weiterhin die peripheren Enden der Schlingenschenkel untereinander verbinden, entsteht jederseits eine Kranzform: die Tochterkränze. Während weiterer Annäherung gegen das neue Centrum hin verdickt sich der Chromatinfaden und biegt sich unregelmässig, wodurch eine Wiederholung der Knäuelform entsteht, welche das zweite Stadium in der Vorbereitung zur Theilung des Muttersternes darstellte. Danach bildet sich der neue Kern unter weiterer Rückwärtsmetamorphose zur Ruheform zurück.

In den einfachsten bis jetzt beobachteten Vorkommnissen von Pflanzen werden die Segmente des Knäuels als Körner beschrieben, welche eine äquatoriale Platte bilden und sich in Richtung der Platte halbiren. Jede Hälfte eines Kornes gleitet dann längs eines Achromatinfadens demjenigen neuen Zellpole zu, welchem sie von der Theilung her schon zugelegen ist. Von anderer Seite wird indess bestritten, dass Körner die Aequatorialplatte bilden, vielmehr sollen es gleichfalls Fadensegmente, nur aber von sehr grosser Kürze sein, welche ent [**6**] sprechend kurzschenkelige Schlingen bilden und sich später der Länge nach theilen, wie oben geschildert.

Es läuft also bei jeder Kerntheilung ein ungemein reiches Formenspiel ab, und die Mannigfaltigkeit desselben wird noch durch vorkommende Variationen vergrössert. Von letzteren haben wir die zeitlichen Variationen des Auftretens der Segmentation sowie der Längstheilung der Chromatinfäden bereits erwähnt; dazu kommt noch ungleiche Länge der Segmente und ungleiche Umknickung derselben

zu ungleichschenkeligen Schlingen, vereinzeltes Auftreten von seitlich angefügten Körnern an den normal blos einreihigen Chromatinfaden u. a.

Wir wünschen nun zu erfahren, wozu dieses ganze weitläufige Formenspiel da ist, welchen Nutzen es für den Endzweck der Theilung des einfachen Kernes in zwei Hälften hat. Da hier ein elementarer Vorgang vorliegt, welchen fast alle Zellen bei ihrer Theilung durchmachen, welcher aber Zeit und Kraft erfordert, so muss er einen sehr evidenten Nutzen haben, um überhaupt allmählich gezüchtet und erhalten worden zu sein. Er muss also in viel höherem Maasse den biologischen Bedürfnissen entsprechen, als der Zeit, Kraft und Structur sparende Vorgang der directen Halbirung des Kernes durch Ein- und Abschnürung in der Mitte desselben.

Im Falle der Zweck der Kerntheilung blos eine einfache Halbirung der „Masse“ des Kerns und die räumliche Trennung beider Hälften von einander wäre, so erhellt, dass der Vorgang der indirecten Kerntheilung einen enormen Umweg für dieses nahe Ziel darstellte, dass er also durchaus unzweckmässig wäre.

Anders wird das Urtheil, wenn das Ziel der Kerntheilung nicht blos eine beliebige Halbirung der Kernmasse, sondern irgend eine „bestimmte“ Sonderung auch der „Qualitäten“ ist, welche diese Masse zusammensetzen.

Denken wir uns, es sei z. B. ein Gemenge verschiedener Substanzen derartig zu halbiren, dass in jeder Hälfte auch die Hälfte von jeder aller vorhandenen Substanzen sich findet [qualitative Halbirung (s. Nr. 20 S. 27)]. Um diesen Zweck zu erreichen, werden wir das Substanzgemenge möglichst gut umrühren resp. schütteln, bis anzunehmen ist, alle Substanzen seien vollkommen gleich gemischt in der ganzen [**7**] Masse vertheilt; halbiren wir jetzt die Masse durch Theilung in der Mitte, so ist der Zweck erreicht. Diese Methode ist sehr einfach; führt aber leider nicht immer zum Ziel; denn sie eignet sich blos dann, wenn unter übrigens günstigen Umständen von jeder Qualität so viel Substanz vorhanden ist, dass sie gleichmässig in der ganzen übrigen Substanz vertheilt werden

kann; und sie wird ausserdem blos in dem Falle ohne Nachtheil anwendbar sein, wenn eine solche gleichmässige Vermengung aller Bestandtheile unter einander nicht durch gegenseitige Beeinflussung zur Alteration und Decomposition der Qualitäten führt.

Ist aber von jeder Substanz nur so wenig vorhanden, dass sie höchstens selber nur in eine ganz geringe Anzahl gleichartiger Theile theilbar ist, oder wird eine beliebige Vermischung der Qualitäten nicht ohne Alteration derselben vertragen, so wird das Problem der Halbirung der ganzen Masse unter Halbirung der Masse auch jeder einzelnen Qualität ein schwieriges.

Die Aufgabe ist unter diesen Bedingungen um so leichter zu lösen, je „kleiner" die Masse des ganzen Gebildes und je geringer die Anzahl der der Menge nach zu halbirenden Qualitäten ist, weil in beiden Fällen um so leichter eine gleichartige Mischung herstellbar ist und weil dabei jede Qualität mit immer weniger anderen Qualitäten in Berührung kommt.

Beides können wir erreichen, wenn wir die so qualitativ zu halbirende Masse successive in immer kleinere Stücke zerlegen; dabei bleibt in jedem Stücke bei einander, was zusammenlag, also zusammenpasste; und die Zahl der Qualitäten in jedem einzelnen Stückchen wird mit der Masse des Stückchens zugleich geringer. Wird diese mechanische Zerlegung so weit fortgesetzt, dass eben so viel oder noch mehr Theilstücke als Qualitäten in der ganzen Masse vorhanden sind, und halbiren wir nun genau der Masse nach jedes Stück und legen die eine Hälfte jedes Stückes auf die eine, die andere auf die andere Seite, so wird die Summe aller Stücke der einen Seite nicht blos an Masse, sondern auch an qualitativer und procentischer Zusammensetzung der der anderen Seite ziemlich vollkommen gleichen. Dieser Zweck wird um so vollkommener erreicht werden, je mehr die Zahl der primären Theilstücke die der Qualitäten [**8**] übertrifft. Wenn weiterhin bei der mechanischen Zerlegung der ganzen Masse die Rücksicht beobachtet worden ist, dass diejenigen Theile, welche in der ungetheilten Masse neben einander lagen, auch in den Stücken wieder neben einander zu

liegen kommen, so werden auch keine schädlichen Wechselwirkungen der letzteren auf einander eintreten. [Weiteres s. Nr. 20 S. 27 u. f.]

Bei dieser Art der Theilung ist aber mehreres von uns unter Leitung des sondernden Verstandes mit der Hand vollzogen werden, was ohne diese nur durch bestimmte mechanische Vorrichtungen erreicht werden kann; dies gilt vornehmlich bei und nach der *Halbirung* der *primären Theilstücke* für die richtige Vertheilung je einer dieser Hälften auf je eine der beiden Ablagerungsstätten.

Der Act der „Zerkleinerung“ des Materiales, der „primären Theilung“ muss sich ohne äussere Hilfe von selber vollziehen, sei es durch active Constriction oder durch Dicentration mit vollkommener Anordnung um die Specialcentra oder auf sonst eine Weise.

Die so gebildeten *Stücke* aber müssen von vornherein in bestimmter Weise gelagert werden, um später nach ihrer Halbirung in jeder ihrer „*Hälften*“ *mit Sicherheit an den richtigen Ort dirigirt werden zu können*. Am einfachsten wäre für diesen Zweck die Anordnung *zu einer einschichtigen Platte, welche ihre beiden Oberflächen den künftigen Aufnahmeorten der Theilproducte zuwendet* [eine *Aequatorialplatte*]. *Werden dann alle Körner*, welche die Platte zusammensetzen, *in Richtung der Platte halbirt*, so kann es für die richtige Sonderung der „Hälften“ schon genügen, wenn nur immer die Hälften desselben Kornes die Fähigkeit haben, sich gegenseitig abzustossen; denn sie werden alsdann durch diese Abstossung richtig getrennt und tiefer in ihre künftigen Bezirke hineingetrieben werden. Noch sicherer wird dies geschehen, wenn sich in jedem dieser Bezirke ein Attractionscentrum für die Körner vorfindet, welches dieselben activ dem Centrum zuführt.

Sofern aber diese Theilungsvorgänge nicht in absolut ruhiger Umgebung stattfinden, wenn vielmehr von aussen her Erschütterungen, *Deformationen einwirken*, so wird leicht, trotz dieser beiden ordnenden und richtig vertheilenden Kräfte, doch noch eine Unordnung vorkommen, welche zu Ueberführung [**9**] zweier Hälften desselben Kornes auf dieselbe Seite Veranlassung werden könnte. Dies würde aber trotz solcher störenden Einwirkungen verhindert werden

können, wenn Einrichtung getroffen wäre, dass jedes noch ungetheilte Korn schon an zwei von den beiden künftigen Anordnungscentren ausgehende Fäden gelegt ist, so dass auch nach der Theilung sofort jedes Halbirungskorn an einen Faden gelegt ist, an welchem es sicher seinem Ziele zugeführt werden kann, unbeirrt, ob lebhafte Bewegungen in der Umgebung die Theile gegeneinander verschieben, wenn nur die Leitfäden selber nicht zerrissen und nicht von ihrem Centrum losgelöst werden.

So kann durch solche dreifache Vorrichtung die Sicherheit der zweckentsprechenden Führung jedes Halbirungskornes eine sehr grosse und auch gegen äussere Störungen geschützte werden. Sie wird noch etwas verstärkt, wenn immer je zwei zusammengehörige Halbirungskörner auch nach ihrer Trennung von einander noch durch einen Faden verbunden bleiben, weil dadurch die beiderseitigen Leitfadenspindeln zu einem in sich geschlossenen Gebilde vereinigt werden und so eine grössere Stabilität erhalten, welche äusseren, eventuell zu Verwirrung und Abreissung von Fäden führenden Verschiebungen mehr Widerstand entgegen zu setzen vermag.

Diese Einrichtung wird für einfache Verhältnisse ausreichen. So lange nur wenige und relativ grosse Körner die Aequatorialplatte bilden, kann man sich denken, dass die Anordnung der Körner zu einer allenthalben blos einschichtigen Platte durch Verklebung oder durch Anziehung der Körner untereinander, sofern dieselben polarisirt sind, genügend sicher erhalten werden kann.

Schwieriger wird dies sein, wenn die Zahl der zu halbirenden Mutterkörner eine sehr grosse ist, wenn sie selber aber sehr klein sind. Noch schwieriger werden aber die Verhältnisse, wenn die Mutterkörner sich wegen zu grosser Zahl überhaupt nicht in dem für die Aequatorialplatte vorhandenen Raum zu einer einschichtigen Anordnung bringen lassen.

Erörtern wir zunächst den ersteren Fall, in welchem letzteres zwar noch möglich ist, die grosse Zahl und die geringe Kleinheit der Mutterkörner aber bestimmte Sicherungseinrichtungen zur Aufrechterhaltung oder Wiederherstellung der [**10**] Ordnung in der Aequatorialplatte, namentlich bei störenden äusseren Einwirkungen nöthig

erscheinen lässt. Die Herstellung und Erhaltung der einschichtigen platten Anordnung wird erleichtert scheinen, wenn es nicht dem Zufall überlassen ist, wie die etwa durch eine vorübergehende Kraftwirkung zu einer Platte angeordneten Körner sich durch gegenseitige Anziehung oder durch Verklebung in dieser Anordnung erhalten, sondern wenn fortwährend straff ordnende Kräfte thätig sind. Da zweierlei Wirkungen hervorzubringen sind, so werden mindestens zweierlei Kräfte nöthig sein: eine Kraft, welche die Einschichtigkeit der Körnerordnung herstellt und erhält, resp. wieder herstellt, und eine Kraft, welche die Zusammenfassung zur Platte bewirkt und erhält.

Wir haben uns in dieser Erörterung nicht mit speciellen Ursachen zu befassen, sondern dieselben blos soweit zu erwägen, um beurtheilen zu können, ob durch dieselben unser Zweck sicher erreicht werden kann. Denken wir uns also blos, die Körner seien durch eine Kraft fest zu einreihigen „Fäden" angeordnet; was übrigens leicht von selber geschieht, sobald die Körner polarisirt sind und sofern zugleich passive äussere Bewegung nicht fehlt, welche den vereinzelten seitlich sich anfügenden Körnern nachträglich noch Gelegenheit giebt, bei einer Lockerung des Zusammenhangs durch die Biegung in die Reihe sich einzufügen, was man leicht an schwimmenden Kugelmagneten – an Korkkugeln, welche entgegengesetzt mit zwei magnetischen stählernen Heftzwecken besteckt sind — beobachten kann. Diese einreihige Anordnung ist dann eine sehr feste, denn bei äusseren Einwirkungen wird sie sich zwar biegen aber hinterher wieder strecken, da sich die Wirkung der einzelnen Kugelmagnete zu einem grossen Stabmagnete summirt, welcher nur im gestreckten Zustand sich im inneren Gleichgewichte befindet. Uebrigens könnte auch diese ursächliche Ableitung hier umgangen werden, wenn wir uns rein an das Formale halten und die fest formirten Fadenreihen als gegeben betrachten. Fragen wir aber, um uns über die Sicherheit der Einrichtung zu vergewissern, nach solchen garantirenden Kräften, so wird kaum eine bessere Ursache auffindbar sein.

Werden nun diese Fäden durch eine starke Centralkraft zusammengefasst, so ist mit diesen beiderlei Kräften eine sehr [**11**] feste Anordnung hergestellt, welcher blos noch eines fehlt, die Anordnung

der Fäden in der Aequatorialebene. Diese kann durch die Art der centralen Zusammenfassung bedingt sein. Die Fäden selber dürfen natürlich nicht länger sein, als dem für die Aequatorialplatte vorhandenen Raum angemessen ist.

Die, eine einfache und leicht in Ordnung zu haltende Gliederung der Aequatorialplatte bewirkende Aufreihung der Mutterkörner zu Fäden kann aber noch einen weiteren wesentlichen Nutzen gewähren, sofern sie nämlich bei der Theilung der Körner sich auf die Tochterkörner überträgt, der Art, dass der Mutterfaden sich durch diese Theilung, unter Erhaltung der Anordnung, der Länge nach in zwei Tochterfäden spaltet. In diesem Falle bedarf zu dem Hinführen der Tochtertheile gegen das neue Centrum statt jedes einzelnen Kornes jetzt blos noch jeder einzelne, aus Hunderten oder Tausenden von Körnern gebildete Tochterfaden eines „Leitfadens". Die Grösse dieses Nutzens ist nicht zu unterschätzen. Denn wenn jedes der Tausende von Körnern eines besonderen Leitfadens bedürfte, so würde, ganz abgesehen von der Neigung zur Verwirrung so vieler Fäden, die grosse Zahl derselben gar nicht von derselben Seite her gegen einen Punkt hin zu convergiren vermögen. Andererseits auch würde es eine grosse Verschwendung an Leitmaterial darstellen, wenn ein Faden, der die Festigkeit haben soll, verhältnissmässig kräftigen äusseren Tractionen zu widerstehen, selber blos einer ganz geringfügigen Last zur Fixation zu dienen hätte. Diese Vereinfachung kann noch gesteigert werden, ohne dass ein Nachtheil für die Sicherheit der Sonderung der Tochterkörner eintritt, wenn immer zwei benachbarte Mutterfäden am centralen Ende in einander übergehen und sich so zu einer „Schleife" vereinigen. Die Lösung der Tochterfäden von einander und ihre Ueberführung zu den neuen Centren wird dadurch nicht wesentlich erschwert und das Leitfadenmaterial noch um die Hälfte vermindert. Diese Vereinigung von Fäden darf aber blos an derjenigen Seite sich finden, wo später die trennende Kraft angreift; wäre sie dagegen an der entgegengesetzten Seite, hier also an der Peripherie, so würden später bei der Lösung und Entfernung der Tochterfäden durch einen vom centralen Ende ausgehenden [**12**] Zug leicht Verschlingungen und Zerreissungen der Fadenschlingen vorkommen.

So haben wir also die Nothwendigkeit und den Nutzen einer Ordnung der Körner in Fäden und in Fadenschlingen kennen gelernt. Mit dieser zweckmässigen Gliederung aber ist nun, wie sich weiterhin ergiebt, die Nothwendigkeit der Anordnung des Materiales zu einer Aequatorialplatte eine weniger zwingende geworden, denn es erhellt, dass eine Sonderung der centrirten Tochterschleifen, von denen jede in ihrer Mitte durch einen Faden gezogen wird, in Richtung des Zuges fast gleichgut möglich sein wird, sei es, dass die Schenkel der Schlingen alle blos in einer Aequatorialplatte angeordnet sind oder nach allen Richtungen des Raumes auseinander stehen. Ist also die Zahl der Fäden eine so grosse, dass sie nicht alle, ohne sich zu stören, in einer Aequatorialebene Platz haben, so wird ohne grossen Nachtheil eine Divergenz nach allen Richtungen des Raumes vor sich gehen können. Indessen ein Vortheil für die Leichtigkeit der Sonderung der Schlingen nach zwei entgegengesetzten Seiten wird der äquatorialen Anordnung stets gewahrt bleiben.

Die Bildung der Fäden von der nöthigen Länge eines Doppelradius des vorhandenen Raumes kann einzeln vor sich gehen, was aber eine eigenthümliche Vielgliederigkeit des Geschehens von vornherein voraussetzen würde. Einfacher scheint es, dass zuerst ein einheitlicher Faden für das Ganze entsteht, welcher nachträglich in Stücke von der gehörigen Länge abgegliedert wird.

Findet die Bildung eines einzigen Fadens statt, so muss dieser, da er vielmal länger sein soll, als der Durchmesser des vorhandenen Raumes, sich nothwendig in Windungen legen. Vollkommene Gleichartigkeit der Körnchen in der Grösse der Kugelgestalt und einen gleichartigen Vereinigungsmodus aller Körner vorausgesetzt, giebt es verschiedene annähernde Gleichgewichtsfiguren, in welche der Faden in Folge der Raumbeschränkung sich legen kann, je nach den bei der Fadenbildung zufällig mit formbestimmend gewesenen accessorischen Momenten. Der Formen vollkommenen inneren Gleichgewichtes des Fadens würde es nur wenige geben; aber der Widerstand der Suspensionsflüssigkeit und der Mangel vollkommener [**13**] äusserer und innerer Ruhe wird die Entstehung derselben unmöglich machen. Der Faden wird sich daher zu einem ziemlich unregelmässigen

Knäuel ballen. Beginnt dagegen die später die einzelnen Segmente ordnende Centralkraft schon vor dem Eintritt der Segmentirung zu wirken, und die Centralkraft kann bei der unmagnetischen Natur der organischen Substanz nur eine electrische sein [?], so werden die Windungen sich mehr oder weniger radiär mit ihren Schenkeln einstellen und so eine regelmässige Form bilden, welche man anfangs mit einem Kranze, später mit einem Stern vergleichen kann. Denn allmählich werden die central gerichteten Umbiegungen in Folge der electrischen Anziehung sich immer mehr dem Centrum nähern, die äusseren Umbiegungen aber, in dem elastischen Bestreben, sich möglichst wenig zu biegen, den Raum immer mehr ausnutzen, also möglichst an die Umgrenzung der Kernhülle gelangen. Wenn nun durch eine centrifugale oder sonst eine Kraft die peripheren Schlingen durchgerissen werden, so ist damit der ganze Fadenstern in zweischenkelige Schleifen von der nöthigen Länge und mit centraler Umbiegungstelle zerlegt und damit diese wichtige Form hergestellt. Hörte die centrale Kraft wieder auf zu wirken, noch ehe jede Schleife an einen vom Centrum ausgehenden Faden befestigt ist, so würden die Schleifen durch jede äussere Einwirkung mit Leichtigkeit durcheinander gebracht und beliebig verbogen werden können, und es würde dann den Anschein gewinnen, als ob die Segmentirung in gleich lange Fäden schon im Stadium der Knäuelbildung durch eine wunderbare, die Länge bestimmende innere Eigenschaft stattgefunden hätte.

Unsere bisherige Deduction beabsichtigte, diejenigen Vorgänge und Vorrichtungen kennen zu lernen, welche zu einer auch gegen von aussen kommende geringe Störungen „gesicherten" Erreichung unseres Zweckes führen konnten. Unser Zweck war die Halbirung eines Substanzgemenges nicht blos der Totalmasse, sondern auch der Masse jeder einzelnen Qualität nach innerhalb eines abgeschlossenen Raumes und allein durch die Kräfte des in diesem Raume sich befindenden Materiales. Wir haben dabei eine complicirte Anzahl von Vorgängen und Bildungen als unerlässlich nöthig oder als am einfachsten zum [**14**] Ziele führend erkannt, welche Zug für Zug übereinstimmen mit den Vorgängen und Bildungen, die als das Typische der Kern-

theilung beobachtet und eingangs unserer Erörterung aufgeführt worden sind.

Wenn der von uns behandelte Zweck zugleich derjenige der Kerntheilung wäre, so würden damit alle die wunderbaren Vorgänge der Kerntheilung als durchaus zweckmässig erkannt sein. Umgekehrt, da wir nach unserer gegenwärtigen biologischen Auffassung nicht annehmen dürfen, dass ein so allgemein verbreiteter, so viel Zeit und Kraft kostender und dabei so complicirter und jedenfalls schwierig zu erwerbender Vorgang nutzlos sein könne, ist eine gewisse Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass unser Zweck auch der Zweck der Kerntheilung ist.

Dies gilt indess blos, sofern es nicht noch andere Zwecke giebt, welche ganz derselben Vorrichtungen und Vorgänge zu ihrer Erreichung bedürfen. Wenn es deren giebt, so müssen sie jedenfalls dem unsrigen im Wesen verwandt sein; denn ein sehr complicirter Mechanismus, welcher in allen Theilen sich vollkommen zu einer bestimmten Function passend zeigt, wird nicht leicht einer ganz heterogenen Function ebenfalls fähig sein.

Es erhellt nun, dass unser Mechanismus ebensowohl wie zur **„Halbirung“** der Masse jeder einzelnen Qualität **auch zu jeder anderen „bestimmten“ Theilung der Qualitäten** die mechanischen Bedingungen darstellt, sei es, dass z. B. möglichst das Ungleiche der Hauptqualitäten sich sondern oder sonst eine mechanische Theilung der Qualitäten nach einem „bestimmten“ Principe durchgeführt werden soll.

Immer muss bei jeder Art „bestimmter“ **Qualitätentheilung** die ganze Masse vorher in eine von der Zahl der Qualitäten abhängige Anzahl Theile zerlegt werden; und dann müssen die geeigneten Vorrichtungen getroffen werden; dass nach der „Halbirung“ dieser „Muttertheile“ jeder der beiden „Tochtertheile“ auf die richtige Seite, an den rechten Ort gebracht werde.

Nach welchem Princip dabei die Qualitäten selber sich sondern, hängt lediglich von den inneren Vorgängen

bei der Halbirung der Mutterkörner ab, welche sich unserer Kenntnissnahme entziehen. [Weiteres siehe Nr. 20 S. 29; Nr. 21 S. 187; Nr. 27 S. 323.]

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass in der That die **Natur dieser Sonderungen eine verschiedene sein kann.** Ich habe in diesem Frühjahr durch eine Reihe von Versuchen an Rana [**15**] fusca und R. esculenta nachgewiesen (s. Nr. 16), dass die erste Theilung des befruchteten Froscheies die Richtung der künftigen Medianebene des Embryo bestimmt und das Eimaterial in zwei den beiden symmetrischen Körperhälften entsprechende Theile sondert, eine Beobachtung, welche ich sehr bald noch durch einen Versuch PFLÜGER's[1]) bestätigt fand. Danach ist zu vermuthen, dass bei der „ersten" Furchung nicht blos das Material des Eiprotoplasma, sondern auch des Kernes in **gleiche** Qualitäten getheilt wird. Da ich aber weiterhin fand, dass die zweite Theilung bereits das Vorn und Hinten bestimmt, und da die ungleiche Entwickelung des Vorn und Hinten an ungleiches Material geknüpft vorzustellen ist, so wird es wahrscheinlich, dass bei der „zweiten" Theilung auch das Kernmaterial **qualitativ ungleich** zerlegt wird[2]).

Nach dieser Erörterung können wir den Zweck der Kerntheilungsfiguren definiren: Die Kerntheilungsfiguren, die Gestaltungen der indirecten Kerntheilung, sind Mechanismen, welche [wenn sie in Thätigkeit gesetzt werden] es „er-

1) Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryo. PFLÜGER's Arch. Bd. XXXI. 1883.

[2) Es ist also hier, S. 137, sogleich darauf hingewiesen worden, dass meine Erklärung der functionellen Bedeutung der indirecten Kerntheilung auch für „qualitativ **ungleiche**" Theilung gilt. Daher ist es mir ein Räthsel, dass von Anfang an eine Anzahl Autoren mir die Ansicht unterstellt hat, die indirecte Kerntheilung eigne sich blos zur qualitativen „Halbirung". Obgleich ich dieser Angabe sogleich entgegengetreten bin (s. Nr. 20. S. 26 und f.), so hat sich dieselbe in Folge des üblichen Abschreibens von Citaten ohne Einsicht in das Original bis in die neueste Zeit erhalten und findet sich jüngst noch bei HANSEMANN (Studien über den Altruismus der Zellen, 1893) gegen mich angewendet; obgleich der Autor bei Einsichtnahme in meine Schriften gefunden haben würde, dass er in Bezug auf Kerntheilung durchaus auf meinem Standpunkt steht und meinen Beobachtungen Beweismaterial für seine Ansichten hätte entnehmen können.]

möglichen", den Kern nicht blos seiner Masse sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach [„gleich" oder in bestimmter Weise „ungleich"] zu theilen.

Der wesentliche Kerntheilungsvorgang ist die „Halbirung" der Mutterkörner; alle übrigen Vorgänge haben den Zweck, von den durch diese Theilung entstandenen Tochterkörnern desselben Mutterkornes immer je eines in das Centrum der einen, das andere in das Centrum der anderen Tochterzelle sicher überzuführen. Gegen Ende dieses letzteren Vorganges treten schon eine Reihe von Metamorphosen auf, welche die complicirte Theilungsstructur wieder zurückbilden, und so den Kern zur Annahme der Structur des Ruhezustandes vorbereiten.

[**16**] Solche complicirte zweckmässige Einrichtungen konnten nicht auf einmal im Organismenreiche auftreten; sondern sie mussten aus einfachsten Anfängen unter stetig steigender Vollkommenheit durch Auslese von vorgekommenen immer günstigeren Variationen innerhalb langer Zeiträume gezüchtet werden. Daher mussten auch die niedrigsten Anfänge schon einen Nutzen gewähren; und aus diesem Grunde ist in obiger Deduction zunächst eine einfachere Einrichtung geschildert worden, welche für den Fall genügend ist, dass der Kern blos in wenige Theile zerfällt zu werden braucht. Nach dem gegenwärtigen Stande der Beobachtungen hat es aber den Anschein, als wenn so einfache Verhältnisse, wo keine Fadenanordnung der Mutterkörner nöthig ist, nirgends mehr vorkommen. Doch ist wohl erst eine weitere Ausdehnung der Untersuchungen abzuwarten, ehe sich ein definitives Urtheil in dieser Beziehung fällen lässt.

Vergleichen wir unsere Ableitungen specieller mit den Kerntheilungsvorgängen, so beziehen sie sich vorzugsweise auf die Theilung des Chromatins, und dieses beherrscht in der That die Kerntheilungsvorgänge, besonders bei den Thieren. Bei den Pflanzen aber tritt das Achromatin, welches wir nach unserer Deduction nur in der Rolle der Leitfäden kennen gelernt haben, durch grössere Massigkeit hervor.

Es ist daher denkbar, dass die „Achromatienfäden“ nicht blos für diese Function da sind, sondern dass sie selber werthvolles Kernmaterial darstellen, welches gleichfalls „qualitativ getheilt“ werden soll. Da sie feine Fäden bilden, welche nach der Theilung des Mutterpolcentrum in die beiden Tochterpolcentren sofort doppelseitig sich vorfinden, so ist es wahrscheinlich, dass eine Längstheilung der Fäden stattgefunden hat. Und wenn auch die Bildung eines continuirlichen Fadens nicht ebenso günstig für die Qualitätentheilung ist als eine Aufreihung desselben aus getrennten Kugeln, weil Längsverschiebung der Substanz stattfinden kann, so kann doch dieser Fehler durch die grössere Feinheit des Fadens zum Theil ausgeglichen werden. Immerhin stellt ein dünner Faden eine sehr feine Massenzerkleinerung dar, welche durch Längstheilung des Fadens schon zu einer ziemlich vollkommenen „Qualitätensonderung“ geeignet erscheinen muss. Vielleicht ist [**17**] dann auch die Theilung des Polcentrum als eine Theilung in unserem Sinne, als qualitative Theilung aufzufassen.

Bei gleichzeitiger Drei- oder Viertheilung eines Kernes kann derselbe Mechanismus sich bethätigen, nur müssen die Mutterkörner sich gleichzeitig in drei oder vier Tochterkörner zertheilen und alle übrigen Einrichtungen gleichzeitig entsprechend vervielfältigt werden.

Der sachkundige Leser wird vielleicht schon länger mir im Geiste zwei Einwände gemacht haben, welche nicht stillschweigend übergangen werden dürfen.

Die indirecte Kerntheilung zerfällt nach der hier entwickelten Auffassung wesentlich in zwei Hauptacte: in die **„molekulare Theilung“**, die Theilung der Mutterkörner, welche letzteren erst durch die Vorbereitungsstufe der „Materialzerkleinerung“ herzustellen sind, sofern nicht wie Pfitzner vermuthet, auch im ruhenden Kern das Material schon in Form kleiner Körnchen vorhanden ist; und zweitens in die „Massentheilung“ [besser **„Massensonderung“**], welche den Zweck hat, von je zwei verschwisterten Tochterkörnchen immer je eines auf je eine Seite zu schaffen:

zugleich dasjenige Moment, welches hauptsächlich den ganzen sichtbaren Mechanismus der Kerntheilungsfiguren nöthig macht.

Wenn diese Bedeutung der Massensonderung richtig ist, dann muss die Beobachtung erweisen, dass normaler Weise nie demselben Mutterfaden entstammende Tochterfäden auf dieselbe Seite kommen, sondern dass sie stets auf beide Seiten vertheilt werden; denn ohne dies würde das, was nach unserer Meinung der Zweck der ersten, der „Molekulartheilung" ist, wieder aufgehoben und diese selber demnach überflüssig werden. STRASBURGER hat bereits in den leichter zu übersehenden Verhältnissen einiger Pflanzen entsprechende Beobachtungen gemacht, und FLEMMING hat ein Gleiches in den complicirten Verhältnissen des allseitigen Muttersternes der Amphibien vermuthet. So ist wohl Hoffnung, dass es der darauf gerichteten Aufmerksamkeit gelingen wird, dies als das allgemeine Verhalten nachzuweisen[1]).

Die zweite Hypothese, auf welcher unsere ganze Erklärung beruht und mit welcher sie steht und fällt, ist die ungemeine Mannigfaltigkeit des Kernes an Qualitäten, welche wohl bezweifelt werden kann, sofern man blos das Morpholo-[**18**]gische ins Auge fasst und hervorhebt, dass der Kern sich durch unsere gegenwärtigen Färbemittel nur in vier verschiedene Substanzen differenziren lässt, während zugleich das Chromatin, welches gerade der Hauptgegenstand der feinsten Theilung ist, uns vollkommen homogen erscheint. Eine kurze biologische Reflexion über das Wesen des Organischen wird indessen wohl diesen Zweifel beseitigen.

Wer das Leben in seinem Wesen betrachtet, der wird nicht glauben, dass es eine chemische Definition, eine chemische Formel für dasselbe geben könne. Es muss sogar zweifelhaft erscheinen, ob es überhaupt auch nur eine chemische Definition seines Substrates geben könne, denn es ist nicht erwiesen, dass die wesentlichen Vorgänge, deren Gesammtheit wir als Leben

[[1]) Diese damals bei den geringen thatsächlichen Unterlagen etwas gewagte Annahme hat sich bald durchaus bestätigt. Da diese Annahme der Kernpunkt meiner ganzen Auffassung ist, so hat letztere durch diese Bestätigung ein sehr gewichtiges Zeugniss für ihre Richtigkeit erhalten.]

bezeichnen, nicht vielleicht durch ganz verschiedene Substrate vollzogen werden können, dass nicht z. B. die Rolle des Kohlenstoffs unter anderen äusseren Umständen durch Silicium vertretbar sei u. dgl. Das Leben ist seinem Wesen nach Process und kann daher nicht statisch definirt werden; sondern nur eine processualische, also functionelle Definition kann dem Wesen des Organischen sich nähern. Wer nun zu den anerkannten minimalen functionellen Vorgängen des Lebens, zu Assimilation, Dissimilation, Ausscheidung und Reflexbewegung mit mir noch die Fähigkeit des Selbstregulation in allen Vorgängen [Nr. 4 Capit. V] und die Fähigkeit der Gestaltung aus chemischen Prozessen [s. I, S. 208 Anm.] (ohne welche letztere schon die Reflexbewegung und die indirecte Kerntheilung nicht möglich wären) für unerlässlich zum Wesen gehörig hält, der wird sich Zellleib und Zellkern als chemisch-physikalische Einrichtungen, als thätige Fabriken von so hoher Complicirtheit vorstellen, dass man sie nicht einfach in der Mitte auseinander schneiden kann, um zwei solche Fabriken zu erhalten. Sondern zu letzterem Zwecke muss von jedem gesondert fungirenden Theile eine Verdoppelung hergestellt werden (vielleicht die Vermehrung des Chromatins vor der Theilung) und diese identischen Theile müssen dann nach den neuen Anlageorten [**19**] translocirt und entsprechend mit den zugehörigen Theilen vereinigt werden.

Die scheinbare Homogeneïtät der ganzen Chromatinmasse, sowie des Protoplasma wird denjenigen nicht täuschen, der sich vergegenwärtigt, dass wir das Molekulargeschehen der Zelle nur wie eine grosse Fabrik aus einem in den höchsten Regionen schwebenden Luftballon betrachten, dass die Durchmesser der Vorgänge millionenmal kleiner sind als die Entfernung, aus der wir sie mit dem Microscop besichtigen, und dass uns daher das Verschiedenste als homogen erscheinen kann. Scheint doch schon eine lebende Quelle mit ihren reich gegliederten Organsystemen dem naiven Beobachter als eine homogene schleimartige Masse; und stehen wir nicht dem Molekulargeschehen fast noch mehr als blos naiv gegenüber?

Es muss aus den complicirten Verrichtungen des

scheinbar homogenen organischen Substrates mit Sicherheit eine complicirte Structur gefolgert werden.

Mit der Erkenntniss des nothwendigen Vorhandenseins solcher nicht sichtbaren und nicht sichtbar zu machenden, blos zu erschliessenden Structur, welche ich in einer besonderen Abhandlung über diesen Gegenstand als **„Metastructur“** bezeichnen werde, (s. I, S. 187), muss unsere Hypothese von der complicirten Zusammensetzung des Chromatins wesentlich an Wahrscheinlichkeit gewinnen. Und der Umstand, dass für die Kerntheilung so complicirte Einrichtungen zur qualitativen Theilung getroffen sind, welche für den Zellleib fehlen, lässt dann rückwärts schliessen, dass der Zellleib in viel höherem Maasse durch Wiederholung gleich beschaffener Theile gebildet wird als der Kern; und daraus folgt, dass für die Entwickelung des Embryo, sowie vielleicht auch für das Regenerationsvermögen der niederen Thiere der Kern wichtiger ist als der Zellleib, eine Folgerung, welche in vollkommener Uebereinstimmung mit den neueren Ergebnissen über den Vorgang der Befruchtung steht.

Breslau, den 26. August 1883.

Nr. 18.

Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo.

Nr. I[1]). Zur Orientirung über einige Probleme der embryonalen Entwickelung.

1885.

Zeitschrift für Biologie Bd. XXI. München, Juli 1885.

Inhalt.

	Seite
I. Versuch über den Antheil der Vertheilung freier Electricität an der Formbildung des Embryo	147
Reaction der Umgebung einer Wunde des Embryo	149
Zeichen des Absterbens junger Embryonen	150
Framboisia embryonalis finalis minor externa et interna	151
Framboisia embryonalis major	152
II. Versuche über die Wirkung künstlicher Defecte und damit verbundener Störungen der Anordnung der Eitheile auf die Entwickelung des Froscheies	153
Unmittelbare Folge des Anstechens: „Extraovat"	155
Zeichen des Todes des Eies während der ersten Stadien der Furchung	155
Todesursachen nach dem Anstechen	156
Allgemeine Uebersicht der Folgen des Anstechens während der Furchung für die weitere Entwickelung	157
Normale Gestaltung	157
Verzögerung der Entwickelung	158
Stillstand der Entwickelung	158

1) Die diesem ersten Beitrage vorausgeschickte „Einleitung" ist am Anfang dieses Bandes (als Nr. 13) abgedruckt.

Seite
Abnormitäten der Bildung: 159
Asyntaxia medullaris, Hydrops, Lordosis, Scoliosis, Defecte 160
Specielle, localisirte Folgen: 160
1. des Anstechens während der Furchung 161
Entwickelung des Extraovates 162
2. des Anstechens der Blastula 175
Folgerungen daraus: 179
Entbehrlichkeit eines Theiles des Eimateriales 179
Störungen der Anordnung des Dotters 180
Circumscripte Defecte 180
3. der Operationen an der Gastrula 186
Giebt es ein „formales" Leben des Embryo? . . . 187
Bedeutung der Lagerung der Theile 187
Folgen grosser Spaltungen der Gastrula 190
Selbstdifferenzirung grosser Stücke der Gastrula 192
Folgen nach Bildung von Zungenlappen 193
Folgen nach Spaltungen der Medianebene 194
4. der Operation nach Anlage der Medullarwülste . . . 196
5. der Operationen nach Schluss des Medullarrohres . . 199
Folgerungen aus 3.—5. 200
II. Ueber den Antheil der **Selbstdifferenzirung** und **differenzirender Correlationen** an der individuellen Entwickelung 202
A. **Selbstdifferenzirung:** 202
Vorkommen derselben . 202
Definition der „formalen" und der „qualitativen" Selbstdifferenzirung. 208
B. **Differenzirende Correlationen:** 211
1. Die functionelle Anpassung 211
Mechanisch vermittelte functionelle Anpassung 214
Trophisch vermittelte functionelle Anpassung 214
2. Züchtende Theilauslese im Organismus bewirkende Correlationen . 216
Ableitung der Möglichkeit des Kampfes der Theile aus dem Wesen des Organischen 217
Zurückweisung irrthümlicher Behauptungen W. Wundt's 217—223
Directer Kampf der Theile im Organismus 218
Indirecter Kampf der Theile im Organismus 219
Differenzirende Leistungen des Kampfes der Theile in Combination mit der functionellen Anpassung 221
Selbstausmerzung von Theilen des Organismus 223
Möglicher Antheil der Theilauslese an der Entwickelung. 225
Antheil der Theilauslese an der Entstehung und Localisation der verschiedenen Bindesubstanzen . . . 227

Seite
an der Localisation der Diaphysen, Epiphysen, Apophysen 228
3. Mechanische Massencorrelationen 232
Beurtheilung der Ursachen von Configurationsänderungen . . . 233
Mögliche Ursachen der Biegungsconfigurationsänderung eines Stabes . 235
Unmöglichkeit, die Ursachen einer Formänderung aus der blossen Beobachtung zu erschliessen . 239
Nutzen der Beobachtung der gleichzeitigen Structuränderung 239
Definition der „mechanischen Massencorrelation" 240 und 253
Vorkommen „mechanischer Massencorrelationen" 240
Beurtheilung der Angaben von W. His 241
Versuche über die Wirkung passiver Deformation auf den Embryo . 244
Inneres Gleichgewicht der Theile 245
Prüfung der Anpassungsfähigkeit an passive Deformation: 245
an Froschembryonen 245
an Froscheiern 246
an Hühnerembryonen: 246
Versuch über den Selbstschluss des Medullarrohres 246
Künstliche Erzeugung von „Rautengruben" durch vitale Anpassung an passive Deformationstendenz 248
Beobachtung des Selbstschlusses des Darmrohres 251
Durch mechanische Massencorrelation „vermittelte" „vitale" Umformung 253
4. Andere bekannte differenzirende Correlationen . . 253

[**429**] Die im Folgenden mitgetheilten Versuche wurden zum Theil schon vor mehreren Jahren ausgeführt[1]) ehe noch die causale Analyse der Entwickelungsvorgänge bis zu dem in der „Einleitung" [siehe S. 14] angedeuteten Stadium fortgeschritten war. Sie sind daher zum Theil nicht direct auf jenes Ziel gerichtet, welches ich als das zunächst zu erstrebende bezeichnet habe; und auch die diesem Ziele zustrebenden sind noch nicht bis zu ihm selber fortgeführt. Diese Versuche sowie diejenigen der nächsten Beiträge und die ihnen einge-

1) Die Hauptthatsachen dieser Untersuchung wurden unter dem Titel „Vorläufige Mittheilung über causal-ontogenetische Experimente" am 15. Februar 1884 in der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur vorgetragen.

fügten theoretischen Erörterungen sollen vielmehr nur zur ersten Orientirung sowohl über die Natur der vorliegenden Probleme wie über die Art und Weise, wie diese der Untersuchung zugänglich zu machen sind, dienen. In den späteren Beiträgen werden dann mit den so gewonnenen neuen Mitteln die ins Auge gefassten, wohl umgrenzten Probleme der eingehenden Einzelbearbeitung unterzogen werden.

I. Prüfung des Antheils der Vertheilung „freier Electricität" an der Formbildung des Embryo.

Schon CHR. PANDER [1]) und H. LOTZE [2]) vermutheten in ungleichem Wachsthum der verschiedenen Theile der Keimblätter den ursächlichen Vorgang für die Entstehung der Formen des Embryo, W. HIS [3]) hat es sich angelegen sein lassen, die thatsächliche Richtigkeit dieser Vermuthung nachzuweisen, indem er durch genaue Messungen zahlreiche Ungleichheiten in den Massen- oder Flächenvergrösserungen verschiedener Theile feststellte und daraus die vorkommenden Formänderungen abzuleiten versuchte.

[**430**] Den Ursachen dieser ungleichen Localisation des Wachsthums ist man noch nicht nachgegangen. Dem Nachdenken über dieselben bieten sich viele Denkmöglichkeiten dar, unter welchen nur auf dem Wege des Versuches die realen Ursachen ausgelesen werden können.

Anfänglich schien es mir nicht unmöglich, dass electrische Energie durch ihre Art, sich auf gekrümmten Oberflächen ungleich zu vertheilen, einen helfenden Antheil an dem ungleichen Wachsthum der Keimblätter haben könne. Sofern ihr selber nämlich eine Wachsthum anregende Wirkung zukommt, konnte auf Grund einer schon vorhandenen geringen Formenmannigfaltigkeit durch die

1) Dr. PANDER, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Eie 1817, S. 40.

2) RUD. HERM. LOTZE, Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens 1851, S. 353.

3) W. HIS, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung 1874, desgleichen in zahlreichen Specialarbeiten.

ungleiche Localisation der Electricität und das entsprechend ungleiche Wachsthum eine immer grössere Mannigfaltigkeit producirt werden[1]).

Um auf die einfachste Weise einen derartigen Antheil electrischer Energie an der normalen äusseren Gestaltung festzustellen, spiesste ich soeben aus der Gallerthülle ausgeschlüpfte Froschembryonen mit je einer langen Insectennadel, welche durch Kopf, Hals, Rücken oder den Schwanz gesteckt war, auf den Wachsboden des Gefässes fest. Die Einführung eines Leiters von so grosser Oberfläche musste die vermuthete electrische Vertheilung auf alle Fälle erheblich stören, selbst wenn die Oberfläche des Embryo schlecht leitete und die Störung durch fortwährende Neuproduction von Electricität zum Theil compensirt wurde; und bei der Richtigkeit der obigen Annahme hätten dann ganz deforme Bildungen die Folge dieses Eingriffes sein müssen.

Zugleich war beabsichtigt, durch die Zerstörung der Gehirnblasen, des Hals- und Lendenmarkes, welche mit der Einführung der Nadeln an diesen Stellen verbunden war, einen eventuellen Einfluss dieser Theile auf die weitere Entwickelung, insbesondere auf die noch erübrigende Anlage und Ausbildung der Extremitäten festzustellen.

Ein Theil der so mit dicken Metallpfählen von $^1/_3$ des Rumpfdurchmessers durchstochenen Froschlarven starb, unter grauer Verfärbung und Maceration von der Wunde aus, allmählich ab. Dabei aber zeigte sich, dass der Schwanz und Rumpf noch reflectorisch erregbar blieben, ja manchmal erhöhte Erregbarkeit darboten, und dies auch, wenn schon der ganze Kopf und ein Theil [**431**] des Halsmarkes durch Maceration abgefallen war, indem die noch vorhandenen Theile bei leichtem Berühren oder Anstechen noch kräftige Biegungen ausführten.

[1]) Bei dieser Vermittelung epigenetischer Entwickelung müssten aber die embryonalen Formen nach jeder Anfangsform typische, von den Gesetzen der electrischen Vertheilung bestimmte Formen durchlaufen, z. B. der Art, dass immer an den stark vorgewölbten Stellen das Wachsthum am stärksten stattfände und jede anfänglich kleine Erhebung zu einem langen Vorsprung sich differenzirte, so dass der Embryo Stechapfelform erlangte, sofern nicht gleichzeitig noch andere, diesen Einfluss überbietende Wachsthumsprincipien thätig wären.]

Andere Embryonen dagegen entwickelten sich normal weiter in ihren Körperformen; die Kiemen wurden angelegt und wohl ausgebildet, selbst wenn die Nadel unmittelbar neben der betreffenden Stelle sich befand und dorsalwärts die Nachbarschaft der Kiemenwurzel zerstört hatte, [was auf erhebliche Unabhängigkeit der Entwickelung der betreffenden Theile von ihrer zerstörten Nachbarschaft, also auf Selbstdifferenzirung dieser Theile hinweist].

Schliesslich gelang es gewöhnlich den Embryonen, sich durch heftige Bewegungen unter Zerreissung der Körpersubstanz auf einer Seite der Nadel von letzterer zu befreien; wonach dann aber in der Regel Maceration von der Wunde aus eintrat, welche successive zum Tode führte. Von den wenigen Ueberlebenden, bei denen die Wunde theils wohl durch Regeneration, theils unter Vernarbung allmählich sich schloss, habe ich noch keines bis zur Ausbildung der Extremitäten forterhalten, da dazu Monate lange sorgfältige Pflege in einem entsprechend eingerichteten Aquarium nöthig ist.

Zeigten diese Versuche, dass eine Vertheilung freier Electricität auf der Oberfläche des Embryo keinen Antheil an der normalen Gestaltung desselben haben könne, so ist daraus aber noch nicht zu folgern, dass electrische Wirkungen überhaupt keinen Antheil an der normalen Entwickelung nähmen, dass nicht vielleicht von Zelle zu Zelle oder innerhalb der Zellen solche Wirkungen stattfänden [1]).

Bei diesen Versuchen wurden noch zwei Nebenbeobachtungen gemacht, welche durch allgemeineres Vorkommen bei späteren Versuchen eine gewisse practische Bedeutung erhielten.

Reaction der Umgebung einer Wunde des Embryo.

Erstens färbte sich die Umgebung einer Verletzungsstelle bei den Embryonen von Rana esculenta gewöhnlich rasch,

[1]) H. Strasser nimmt neuerdings eine gestaltende Wirkung der Vertheilung freier Electricität an der äusseren und inneren Gestaltung des Centralnervensystems an. Er gedenkt nicht der vorstehenden Versuche, welche zugleich auch gegen eine derartige Wirkung an inneren Theilen sprechen, da durch dieselben auch die electrische Vertheilung an diesen Theilen total alterirt worden sein müsste. (Siehe Strasser in Merkel-Bonnet, Ergebnisse der Anatomie Bd. I, 1891)].

d. h. in ein bis zwei Stunden dunkelbraun; die Besichtigung mit dem Microscope liess eine Anhäufung von Pigmentzellen erkennen, welche eine dichtgeschlossene mehrfache Phalanx bildeten, also sich ähnlich gegen die Verletzungsstelle verhielten, wie die weissen Blutkörperchen zu einem reizenden Körper im Organismus (s. Nr. 18, S. 473). Wenn die Wunde geheilt war, verschwand gewöhnlich auch bald wieder dieser Pigmentring; nur selten blieb er noch einige Tage bestehen. Diese Erscheinung wurde an den [**432**] getödteten und gehärteten Embryonen von Werth, indem sie intra vitam entstandene Verletzungen von post mortem an dem spröden Materiale leicht entstehenden Defecten zu unterscheiden gestattete. Ich habe von diesem Zeichen einen häufigen Gebrauch gemacht, ohne aber, von anderen Interessen geleitet, schon den Vorgang dieser Pigmentirung selber genauer festzustellen. Ich vermag daher zur Zeit noch nicht anzugeben, ob die Anhäufung durch Vermehrung der Pigmentzellen in loco, unter Theilung der vorhandenen oder unter Pigmentbildung in bisher farblosen Epithelien stattfand, oder aber, wie mir am wahrscheinlichsten schien, durch Wanderung der Pigmentzellen der Umgebung nach der Verletzungsstelle hin erfolgt. Dem entsprechend würde dann wohl auch das Verschwinden des angehäuften Pigmentes auf verschiedene Weise sich vollziehen. Wenn wirklich eine Pigmentzellenwanderung vorliegt, so wird dies für die Auffassung der Umschliessung der Blastula mit Pigmentzellen vor und während der Gastrulabildung und für manche andere Vorgänge von hoher Bedeutung sein können.

Zeichen des Absterbens junger Embryonen.

Bei dem Absterben der Embryonen trat eine besondere Erscheinung auf. Bei den Embryonen, welche von einer Wunde aus macerirten, zeigte die Oberflächenschicht in der Umgebung der Wunde eine grobkörnige Beschaffenheit, welche mit der fortschreitenden Necrose sich als ein schmaler Saum neben der Wunde am Körper verbreitete. Die Besichtigung mit dem Microscop liess erkennen, dass an diesen Stellen die Epithelzellen Kugelgestalt angenommen

hatten. Manchmal trat diese Erscheinung auch ausserhalb der Umgebung der Wunde am ganzen Embryo auf.

Bei meinen späteren Versuchen beobachtete ich dieses Verhalten auch unter anderen Umständen, und zwar schon in früheren Phasen der Entwicklung, von der Gastrula an. Da sich weiterhin zeigte, dass ein Embryo, welcher diese Oberflächenbeschaffenheit darbot, sich nicht mehr weiter entwickelte, wenn schon er bei Schutz vor schädlichen Einrichtungen noch mehrere Tage lang sich zu erhalten vermochte, so diente mir das Auftreten dieser Erscheinung bald als werthvolles erstes Zeichen des Aufhörens der Entwickelungsfähigkeit und des kommenden Todes bei Embryonen in denjenigen frühen Stadien, in denen die noch fehlende Reflexerregbarkeit keine directe [**433**] Prüfung der Lebendigkeit gestattet.

In Folge des practischen Nutzens dieses ersten Symptomes kommenden Todes jüngster Embryonen will ich die Erscheinung mit einem besonderen Namen belegen und sie weiterhin als **„Framboisia embryonalis finalis“** mit dem Beinamen **minor** bezeichnen; letzteres weil wir noch ein zweites ähnliches Vorkommniss davon zu unterscheiden haben werden, welches Anspruch auf das Epitheton „major“ hat. Die pathologische Bedeutung dieser Framboisia minor glaube ich darin sehen zu müssen, dass die Epithelien ihre specifische functionelle Natur, sich unter gegenseitiger Abplattung zu einer continuirlichen Schicht zusammenzuschliessen, verloren haben, und daher entweder aus einem Reste noch vorhandener Lebenskraft sich activ zu Kugeln zusammenziehen wie vordem im Stadium der Furchung und Blastula vor Uebernahme ihrer epithelialen Function, oder vielleicht auch nur von ihrer vielleicht elastischen Zellenmembran zu Gebilden kleinster Oberfläche zusammengepresst werden.

Die symptomatische Bedeutung dieses Zustandes würde darauf beruhen, dass stets auch der übrige Organismus seine specifische Lebensfähigkeit verliert, wenn erst die ihn überkleidenden[1]) Epithelien

[[1]) Diese Framboisia minor kommt auch an den inneren epithelialen Theilen beim Absterben sehr junger Embryonen vor (Framboisia minor interna,

soweit verändert sind, dass sie ihre Function nicht mehr vollziehen, oder umgekehrt, dass die Epithelien erst dann ihre specifische Function verlieren, wenn schon die von ihnen umschlossenen Theile ihre Entwickelungs- und dauernde Selbsterhaltungsfähigkeit eingebüsst haben. Da die Framboisia minor oft längere Zeit auf einer, auch unverletzten, Stelle localisirt blieb, ehe sie weiter schritt, so beweist dies, dass solcher Tod auch längere Zeit „local" bleiben kann. Die um heilende Verwundungen sich anhäufenden Pigmentzellen bilden manchmal, wie es scheint, mehrere Lagen Zellen auf einander; die oberflächlichsten Pigmentzellen nehmen dann gleichfalls Kugelgestalt an und es entsteht so ein der Framboisia minor ähnliches Aussehen, welches aber umgekehrt ein Zeichen des Lebens statt des Todes ist.

Gleichzeitig mit dieser Framboisia minor oder auch schon vor dem Auftreten derselben ist oft eine noch gröbere Unebenheit der Oberfläche von Embryonen wahrnehmbar; es finden sich auf einem Körpertheile zahlreiche mit blossem Auge sichtbare Excrescenzen, welche entweder noch mit glatten oder schon kugelig gewordenen [**434**] Epithelzellen bedeckt sind und also wohl auf Wucherungen einer unter dem Epithel gelegenen Schichte beruhen[1]). Diese **Framboisia embryonalis major** würde damit schon mehr der als Framboisia bekannten Hautkrankheit des Menschen gleichen. Sie kann viele

s. das Sachregister), sei dieses Absterben durch innere Zustände bedingt oder erfolge es langsam durch äussere Einwirkungen z. B. von Glycerin, Borsäure, auf die Blastula, Gastrula etc. Siehe W. Roux, Verhandl. der anat. Sect. der Naturforscherversammlung zu Wien 1894.

Nicht selten findet man die Erscheinungen der Framboisia interna auf Abbildungen seitens descriptiver Forscher dargestellt, wo die betreffenden Formen für normal gehalten werden. Da die Framboisia minor aber ein Zeichen des langsamen Aufhörens der Entwickelung und danach des Lebens ist (s. S. 159), so ist wohl anzunehmen, dass auch die letzten Entwickelungsvorgänge schon etwas alterirt waren. Die Deutung solcher Objecte kann daher zu unrichtigen Urtheilen über die normalen Bildungsvorgänge führen. Siehe übrigens auch S. 173.]

[[1]) Die microscopische Besichtigung einiger Schnittpräparate zeigte blos Verdickung des Epithellagers; und in manchen Fällen beruhte diese Verdickung offenbar auf Hemmung der normalen Ausbreitung des Epithellagers, so z. B. im Bereiche des äusseren Keimblattes bei der von mir durch Anwendung von Borsäure auf die Gastrula hervorgebrachten Zerstörung der Anlage der Medullarplatte, bei der künstlichen Amyelia.

Tage auf einem grossen Theile des Embryo bestehen, und denselben z. B. den Schwanz erheblich deformiren, ehe der Tod des Thieres eintritt.

Ich glaube sie als ein Zeichen davon auffassen zu sollen, dass die „Gesammtentwickelung“ der betreffenden Gegend gestört ist und einzelne Theile derselben nun vor ihrem Absterben noch eine Zeit lang wucherungsfähig sind und daher atypisch wachsen, wie die von W. ZAHN aus ihrer normalen Umgebung losgelösten und in erwachsene Thiere implantirten embryonalen Organtheile. Manchmal, besonders an dem Epithelsaum des Schwanzes der Froschembryonen, bilden auch in deutlich erkennbarer Weise blos Epithelzellen solche grösseren Excrescenzen.

Das wesentlich von der Framboisia minor Unterscheidende ist, dass bei der Framboisia major immer mehrere Zellen sich zur Bildung eines Vorsprungs vereinigen, während bei der Framboisia minor nur die einzelnen Zellen durch ihre eigene Rundung prominiren.

II. Defectversuche am Froschei.

Durch die erwähnten Versuche wurde ich über die grosse Widerstandsfähigkeit der Froschembryonen gegen mechanische Eingriffe belehrt und erkannte, dass dieselbe erheblich grösser ist, als diejenige von Hühnerembryonen, an welchen ich schon in früherer Zeit als Student experimentirt hatte.

[Ohne noch von den früheren Versuchen VALENTIN's, LEUCKART's und SCHROHE's Kenntniss zu haben, hatte ich im Jahre 1874 an Hühnerembryonen zum Theil in ähnlichem Sinne Versuche angestellt, aber genau genommen dabei weiter nichts erkannt, als dass die Entwickelung durch Eröffnung des Eies und Verletzung des Keimes nicht nothwendig aufgehoben wird, dass hochgradige Entwickelungsstörungen die Folge sein können, und dass es sehr schwer ist, äussere Schädlichkeiten von einem eröffneten Eie fern zu halten. Im Uebrigen waren die Resultate zu inconstant, und ich will blos einen dieser
[435] Versuche mittheilen, welcher nach einer anderen als der erwarteten Seite hin etwas Interessantes erkennen liess.

Ich verfolgte bei ihm den utopischen Zweck, durch Injection von Farbstoffen in die Keimhöhle, das untere Keimblatt und damit auch alle seine Derivate zu kennzeichnen. Der Eingriff wurde mit einer fein ausgezogenen Glascanüle ausgeführt und war an sich nicht absolut tödtlich. Durch Niederschlag aus sehr verdünnten Carminlösungen erzeugte feine Carminkörnchen, sowie auch Anilinblau wurden festgehalten; der Zweck wurde natürlich nicht erreicht. Von Interesse war aber das Verhalten des Keimes gegen Körnchen von sogen. unlöslichem Berlinerblau. Dieser Farbstoff war nämlich nach weiterer Bebrütung des Eies nicht mehr aufzufinden; dagegen zeigte die Umgebung der Einstichstelle, welche bei der Injection der erst erwähnten Farbstoffe immer am intensivsten gefärbt war, sowie einige andere Stellen des Keimes eine intensiv gelbe Färbung, so dass wohl anzunehmen ist, dass das eisenhaltige Material hier zu einem gelben Farbstoff umgearbeitet worden ist.]

Die erkannte grössere Widerstandsfähigkeit junger Froschembryonen ermuthigte mich, auch an den Eiern dieser Thiere mechanische Eingriffe vorzunehmen.

Zunächst hatte ich die Frage vor Augen, ob das Keimplasma zur Zeit der ersten Furchungen schon entsprechend den späteren Einzelbildungen different beschaffen und bestimmt localisirt sei. Durch Substanzverluste, welche dem Eie in diesen Entwickelungsphasen beigebracht wurden, musste, sofern der Eingriff überhaupt ertragen wurde, eine gewisse Aufklärung über diesen Punkt zu gewinnen sein.

Daher versenkte ich, zum ersten Male im Frühjahre 1882[1]), nicht ohne ein geheimes Bangen, die Spitze der Präparirnadel in das seine Furchung beginnende Ei und betrat damit einen neuen Weg der Forschung, welcher uns über manche wichtige Frage Aufklärung verheisst, die auf anderen Wegen vergeblich gesucht worden ist. Ich war mir der Rohheit dieses Eingriffes in die geheimnissvolle Werkstätte aller Kräfte des Lebens wohl bewusst, und verglich ihn selber mit dem Einwurfe einer Bombe in eine neu gegründete Fabrik, etwa

[1) Siehe Nr. 31, S. 260.]

in eine Kunstspinnerei, welcher in der Absicht vorgenommen sei, um an der Aenderung der Production und an dem Verlaufe der weiteren [**436**] Entwickelung der Fabrik nach der angerichteten Zerstörung einen Rückschluss auf ihre innere Organisation zu machen. Immerhin schien mir diese Methode noch einen Vorzug vor mancher der bisher geübten Methoden zu besitzen, so vor der Versetzung des Eies, dieses Analogon seiner wachsenden Fabrik, in höhere oder geringere Wärme oder in einseitig wirkende Wärmestrahlung oder in bestimmte chemische Substanzen. Denn wenn durch diese Alteration der äusseren Umstände auch eine Alteration in der Ausbildung der Fabrik eintrat, so liess sie doch nur die aller allgemeinsten Schlüsse zu; während hier durch die Möglichkeit, die directe Zerstörung bestimmt zu localisiren, unter Umständen etwas speciellere Aufschlüsse gewonnen werden könnten.

Der Erfolg des ersten Versuches ermuthigte zur Wiederholung; so wurden weiterhin Eier von Rana fusca und später auch von Rana esculenta sowohl vor der Furchung wie nach dem Beginne derselben in allen Phasen bis zur siebenten Theilung angestochen und dabei an verschiedenen Eiern derselben Phase mit dem Orte der Verletzung zwischen verschiedenen Stellen der schwarzen und weissen Hemisphäre und der Uebergangszone beider gewechselt.

Die unmittelbare sichtbare Folge des Anstechens war beim Herausziehen der Nadel ein Austritt schwarzer oder vermengt weiss-schwarzer Eisubstanz; und die Menge dieses „**Extraovates**“ nahm oft in den nächsten Stunden nach der Verletzung noch erheblich zu. Das Extraovat bildete, soweit es innerhalb der Gallerthülle gelegen war, einen Knollen, der sich in vielen Fällen nachträglich an seiner ganzen Oberfläche schwarz (Rana fusca) resp. braun (Rana esculenta) färbte, und sich viele Tage lang unverfärbt in der Nuance der Lebensfarbe erhielt.

In vielen Fällen blieb die Hauptmasse des Extraovates durch einen Strang mit dem Eie in Verbindung und markirte so noch nach drei bis vier Tagen am bereits gebildeten Embryo eine Stelle, welche in einem gewissen Sinne der Anstichstelle des Eies entsprechen musste. Wenn ein solcher Faden nicht bestand, so war kurze Zeit nach dem

Aufhören des Ausfliessens von Substanz die Anstichstelle nicht mehr kenntlich, indem die anfängliche leichte Einziehung und Faltung der dünnen, und, wie sich aus letzterem Verhalten ergiebt, fast starren Oberflächenschicht, der Ei- resp. Zellrinde, sich bald ausglich. [**437**] Die angestochene Zelle selber vergrösserte sich augenscheinlich wieder durch Zufluss aus der Nachbarschaft, sofern die Operation während der ersten Furchungen geschah, [d. h., die durch Abgabe von Inhalt nach aussen stark verkleinerte Zelle, deren Rinde daher „collabirt" war, wurde oft bald unter Verkleinerung ihrer Nachbarn und unter Verschiebung ihrer Grenzen, also unter Zufluss von Substanz aus den Nachbarn wieder vergrössert, und so ihre schlaffe Rinde wieder bis zur Glattheit gefüllt; ein Vorgang, der wohl auf noch unvollkommener Trennung besonders der zuletzt erst gesonderten Zellen und auf der elastischen Spannung der Zellrinde beruht (s. Nr. 22 S. 146)].

Ein Theil der operirten Eier furchte sich nicht oder blos noch einige Male weiter. Der Tod des Eies markirte sich in diesen frühesten Phasen der Entwickelung dadurch, dass die Furchungskugeln ihre eigene Rundung verloren und die Gesammtheit derselben sich unter fast vollkommenem Verstreichen der Furchen wieder zu einer einzigen Kugeloberfläche abplattete; ein Beweis wohl, das die selbständige Rundung jedes Furchungstheiles activ aus eigener Kraft hergestellt und erhalten wird. Es tritt also während der Furchung, formal betrachtet, gerade die entgegengesetzte Absterbeerscheinung ein als später, nachdem erst die oberflächlichen Furchungskugeln einmal ihre epitheliale Function zu übernehmen begonnen haben (s. S. 151).

Von hohem Interesse ist auch das Verhalten, dass vor oder nach der ersten oder zweiten Furchung angestochene Eier sich manchmal blos auf der unversehrten Hälfte weiter furchten, [*Semimorula*, s. Nr. 22 S. 125], während auf der angestochenen Seite blos die bereits begonnene oder noch die ihr nächstfolgende Furchung, und dann zumeist in atypischer Richtung, vor sich ging. Darin bekundet sich eine sehr wichtige Unabhängigkeit der Furchungssegmente von einander; während aber andererseits

das weitere Verhalten, dass der überlebende Theil nicht mit mehr als vier bis fünf Furchungen den anderen überdauerte, auch auf eine gewisse Abhängigkeit der Theile von einander hinzudeuten scheint, welche freilich ohne weitere Prüfung zunächst auch einfach auf einen schädlichen Einfluss der absterbenden Substanz auf die benachbarte lebende bezogen werden kann.

Die sich nicht mehr weiter entwickelnden Eier verloren zum Theil sehr bald ihre schöne schwarz- oder hellbraune Färbung und wurden grau verfärbt; und das „Fruchtwasser", wie wir der Kürze halber die Flüssigkeit zwischen Gallerthülle und Ei oder Embryo nennen wollen, trübte sich. Dieses Verhalten glaube ich als Zersetzung durch Infection auffassen zu sollen, da ein anderer Theil der seinen Tod bekundenden Eier noch Tage lang seine Lebens- [**438**] farbe behielt und sie erst nach dem Auslösen aus der Gallerthülle verlor. Blieb also nach dem Eintritt des oben angegebenen Zeichens des Todes die Verfärbung aus, so glaubte ich den Tod selber als eine directe Folge des Eingriffs auffassen zu müssen; während anderenfalls, wenn kurze Zeit nach dem Eingriffe schon Verfärbung sich zeigte, der Tod die Folge der Infection sein konnte, und daher keinen Schluss auf die Gefährlichkeit der vorgenommenen Verletzung an sich zuliess.

Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprach auch, dass sehr häufig der Tod mit Verfärbung bei der geringsten Verletzung, welche einen nur minimalen Substanzaustritt zur Folge hatte, oder in einer ganzen Schale operirter Eier eintrat; während vielmal grössere Substanzverluste in einer anderen Glasschale ausnahmslos vertragen wurden.

Nach dieser Auffassung stellt sich die Infection als die hauptsächlichste Todesursache der operirten Eier dar; und als ich gelernt hatte, diese zu bekämpfen, sank die Sterblichkeit in manchen Serien auf etwa 20 %. Leider aber machten sich bei den diesjährigen Versuchen (1884) in Folge der Ungunst äusserer Verhältnisse [arbeiten in einem feuchten, etwas schimmeligen Raum], neue Infectionsquellen geltend, welche mir auch die sorgfältigst angelegten Versuchsreihen durchaus zerstörten, so dass

ich die Fortsetzung dieser Art Versuche schon auf spätere Jahre, bis zum Eintritt besserer äusserer Verhältnisse, verschieben wollte, als zuletzt noch einige Serien sich gut entwickelten, welche aber in Bezug auf die spätere Verwerthung ihrer eventuellen Resultate weniger sorgfältig vorbereitet waren.

Die grössten Substanzverluste, welche nach einseitigem Anstechen ertragen wurden, ohne die Entwickelungsfähigkeit vollkommen aufzuheben, erreichten etwa ein Fünftel bis ein Viertel der gesammten Eisubstanz. Dagegen furchten sich durch und durch gestochene Eier nur in seltenen Fällen noch mehrere Male weiter, auch wenn der nachfolgende Substanzaustritt ein nur geringer war.

Die Erscheinungen der weiteren Entwickelung der operirten Eier zunächst im Allgemeinen angebend, so sind diese sowohl der Uebersicht halber, wie wohl auch ihren Ursachen nach, in drei verschiedene Gruppen zu sondern.

[**439**] Ein grosser Theil der die Operation überlebenden Eier entwickelte sich, der äusseren Form und dem späteren munter beweglichen Verhalten der Embryonen nach zu urtheilen, vollkommen normal[1]). Eine höhere Sterblichkeit schien ihnen aber doch eigen zu sein, indem sie häufig von kleinen, bei den zum Zwecke der Besichtigung nöthigen Umwendungen erhaltenen Verletzungen aus abstarben. Viele Embryonen waren auffallend klein; und es schien diese Kleinheit nicht blos von der Menge des stattge-

[1]) Das heisst, die operirten Eier entwickeln sich zu normal gestalteten Gebilden. Dass die einzelnen Entwickelungsvorgänge selber ganz die normalen gewesen waren, ist daraus nicht zu folgern; sondern im Gegentheil, da das Ei abnorm beeinflusst war und die Störung ausgeglichen wurde, so mussten Regulationsmechanismen in Thätigkeit getreten sein (s. Nr. 27, S. 301, Nr. 28, S. 619, Nr. 31, S. 274). Darauf weist auch die meist beobachtete Verzögerung der Entwickelung hin. Da jedoch die Furchung nicht wesentlich verzögert war, so bekundet sich wohl, dass die Störungen grossen Theils erst nach der Furchung ausgeglichen wurden.

Zu solchen Vergleichungen des zeitlichen Ablaufes der Entwickelung ist aber nöthig, dass die Vergleichsobjecte neben einander, in gleich grossen Schalen mit gleich hohem Rande und gleich viel Wasser sich befinden und besonders auch in der Bedeckung der Schalen vollkommen gleich gehalten werden; denn schon geringe ungleiche Wasserverdunstung genügt, um durch ungleichen Wärmeverlust die Geschwindigkeit der Entwickelung erheblich zu beeinflussen].

habten Verlustes an Keimmaterial abhängig zu sein, denn sie war auch bei in dieser Hinsicht ganz unerheblichen Extraovaten deutlich ausgesprochen. Ich glaube sie daher noch mit einer anderen Erscheinung in Verbindung setzen zu müssen, mit einer häufig sehr ausgesprochenen Verzögerung der formalen Entwickelung, welche ihrerseits in einem gewissen Gegensatze zu dem zeitlich normalen, nicht wesentlich verzögerten Ablaufe der Furchung zu stehen schien oder richtiger vielleicht gerade davon abhängig war. Während dieser längeren Dauer wurde vielleicht ein grösserer Theil des Dottermaterials im Stoffwechsel verbraucht. Aus dem gleichen Grunde vielleicht geschah es, dass viele äusserlich wohlgebildete und auf Reize gut reagirende Larven um die Zeit der Kiemenbildung, augenscheinlich durch zu frühes Zuendegehen des Nahrungsdotters, starben, indem dieser bereits aufgezehrt war, ehe der Schwanz sein Selbsterhaltungsvermögen verloren hatte und als weiteres Nahrungsmaterial verwendet werden konnte.

Weiterhin aber ist zu erwähnen, dass manche der äusserlich normal geformten Embryonen auf einer niederen Entwickelungsstufe stehen blieben und Framboisia minor oder auch major ausbildeten, ohne dass eine neu hinzugekommene Schädlichkeit als Ursache dieses plötzlichen Stillstandes hätte nachgewiesen werden können. Solcher Stillstand fand nach der Bildung der Medullarwülste, oder nach Schluss des Medullarrohres, oder zur Zeit der Anlage der Kiemen statt, um das Stehenbleiben auf der Gastrulastufe, welches auch sonst häufig vorkommt, nicht zu erwähnen.

[Diese beiden Abnormitäten: die Verzögerung und der Stillstand der Entwickelung bekunden also, dass die Störungen in diesen Fällen doch nicht ganz ausgeglichen worden waren.]

Die zweite Gruppe von Folgeerscheinungen des Anstechens wird durch Abnormitäten gebildet, welche auch an „nicht“ operirten Eiern nicht selten zu beobachten sind. Zunächst sind zu erwähnen die zahlreichen Deformitäten bei [**440**] der Bildung und bei dem verzögerten oder ausbleibenden Schlusse des Urmundes mit Divergenz und Verbiegung der Medullarwülste, ja mit Spaltung [des Bodens] der Medullarfurche von hinten nach

vorn [**Asyntaxia medullaris**, s. S. 166 Anm.]. Ferner die hydropischen Aufblähungen: zunächst der Hydrops dauernder Gastrulae (welcher namentlich bei Entwickelung der Eier in Zwangslage äusserst häufig, nach blossem Anstechen der Eier aber selten ist). Dann später der Hydrops der Halsgegend, seltener der mittleren oder hinteren Bauchgegend, oder des ganzen Leibes.

Ausserdem resultirten häufig Verbiegungen des Embryo, von denen Lordosen bis zu einem rechten Winkel zwischen Hals- und Schwanztheil, oder Scoliosen bis fast zur Berührung von Kopf und Schwanz während eigentlichen embryonalen Lebens, d. h. innerhalb der Gallerthülle, zur Norm gehören. Diese Bildungsalterationen gleichen sich nach der Befreiung von der Gallerthülle rasch aus; aber blos sofern diese Entledigung von der Hülle, wie unter normalen Verhältnissen stets der Fall ist, zu einer Zeit geschieht, wo der Embryo schon active Locomotionsbewegungen ausführt. Embryonen, welche ich schon vor dieser Zeit aus der Gallerthülle herausgenommen hatte, behielten ihre Krümmungen manchmal noch längere Zeit, bis zum Eintritt der Bewegungen. Der spätere rasche Ausgleich nach dem Beginne der Bewegungen stellt ein schönes Beispiel **„functioneller Orthopädie“** (Roux) dar[1]).

Die dritte Gruppe den Operationen folgender Erscheinungen besteht in localisirten Abnormitäten, welche an nicht operirten Eiern nicht oder nur äusserst selten, an den operirten aber relativ häufig vorkamen.

Um die Entwickelung der operirten Eier mit dem normalen Entwickelungsverlauf vergleichen zu können, wurden von jeder Versuchsreihe unversehrte Eier derselben Versuchsthiere erhalten und gepflegt. So konnte auch die relative Häufigkeit von Missbildungen und die Natur derselben bei operirten und nicht operirten verglichen und dadurch sicher festgestellt werden, dass die zu erwähnenden

[[1]) D. Barfurth beobachtete, dass nach schiefem Abschneiden des Schwanzes von Amphibienlarven die Regeneration zunächst rechtwinkelig zur Wunde, also schief zur Längsrichtung des Thieres erfolgt, und fand dann, dass die nachfolgende Streckung durch die Schwimmfunction sehr beschleunigt wird. (Versuche zur functionellen Anpassung. Arch. f. micr. Anat. 1891. Bd. 37, S. 392—405). Siehe auch Julius Wolff in Nr. 10.]

Missbildungen der operirten Eier grösstentheils als Folgen der stattgehabten Eingriffe anzusehen sind.

Um dem Leser selber ein Urtheil über die bisherigen Ergebnisse sich bilden zu lassen, will ich hier einen etwas ausführlichen Bericht über die angestellten Versuche geben, welchem dann die Zusammenfassung der Ergebnisse und die daraus abzuleitenden [**441**] Schlüsse folgen werden. Es wird jedoch überall hervortreten, dass bis jetzt, zufolge der diesjährigen ungünstigen Verhältnisse, blos erst noch erste Orientirungsversuche vorliegen, und dass die Lückenhaftigkeit der Versuchsreihen nur sehr allgemeine Folgerungen zu ziehen gestattet.

1. Operationen am Ei vor und während der Furchung.

Unmittelbar **vor der Befruchtung** angestochene Eier haben sich nur äusserst selten und dann nur einige Mal und zwar atypisch gefurcht.

Von den Eiern von Rana fusca, welche etwa eine Stunde **vor dem** präsumptiven **Eintritt der ersten Furchung** angestochen waren, entwickelte sich der grösste Theil. Eine Anzahl von diesen vollzog unter normalen äusseren Formen den Schluss des Medullarrohres und wurde in diesem Stadium aufbewahrt. Einem Embryo wurde die Gelegenheit zur weiteren Entwickelung gelassen, soweit bis er, noch normal gebildet, aus der Gallerthülle ausgeschlüpft war. Die Entwickelung, besonders der Schluss des Urmundes und der Rückenfurche, waren erheblich verzögert, obgleich oder gerade, weil in der Furchung keine wesentliche Verlangsamung eingetreten war.

Ausserdem waren verschiedene Abnormitäten zu beobachten. Zunächst nach dem Anstechen am „schwarzen" Pol. Einige Eier blieben im Stadium der Gastrulabildung stehen; und eine solche Gastrula hat die Birnform, welche erst mit der Ausbildung der Medullarwülste zu entstehen pflegt, angenommen, ohne selber Medullarwülste gebildet zu haben. Bei zwei gleichfalls bereits birnförmigen Embryonen war nur die vordere Hälfte der Medullarwülste angelegt [**Hemiembryo anterior** s. Nr. 22];

einer brachte das Medullarrohr nur vorn zum Verschluss, während hinten die Medullarwülste getrennt blieben [Asyntaxia medullaris.] Zwei Embryonen zeigten Abnormitäten am Kopfe: bei dem einen ist die rechte Kopfhälfte in frontaler Richtung zu schmal und auch sonst etwas deform und entbehrt des Haftnapfes, welcher sonst sogar beim Fehlen der Gehirnblasen sich auszubilden pflegt und in diesem Falle an der anderen Hälfte deutlich ausgeprägt ist. Bei dem anderen Embryo ist der ganze Kopftheil zu klein und verbildet.

Zwei der hierher gehörigen Eier waren auf der Blastulastufe stehen geblieben. Das Extraovat, welches wohl wenigstens $^1/_{15}$ der ganzen Eisubstanz betragen mochte, war durch einen dünnen Strang mit dem Ei in Verbindung geblieben und zeigte ein wichtiges Ver-[**442**]halten, das ich weiterhin an fast allen aufbewahrten *Extraovaten* feststellen konnte[1]). Der Eiaustritt ist an seiner Oberfläche schwarz und lässt daselbst eine gleichmässige Körnelung von derselben Korngrösse als die der Eisubstanz selber, erkennen; die Oberfläche des Austrittes besteht also aus Furchungskugeln. Die Frage, ob diese blos als Epithelien vom Ei herübergewachsen sind und so das Extraovat überzogen haben, oder ob die ausgetretene Substanz sich selber gefurcht hat, entscheidet sich auf dem Durchschnitt durch Ei, Extraovat und ihren Verbindungsstrang dahin, dass die ausgetretene Eimasse selber und zwar oft in toto segmentirt ist. Der Durchschnitt zeigt zugleich, dass der Austritt in diesem Falle vorzugsweise aus schwarzer Substanz besteht, welche einige concentrische Schichten bildet. Dies letztere Verhalten deutet wohl auf mehrmalige Wiederholungen des Austretens der Substanz hin. Die Färbung mit saurem Carmin und die Zerlegung in microscopische Schnitte liess dann weiterhin die Existenz von Zellkernen in den Furchungskugeln des Extraovates nachweisen.

Da die Extraovate, wie gleich allgemeiner gesagt sein soll, häufig

[[1]) Es wurden aber blos solche Extraovate aufbewahrt, welche die Lebensfarbe behalten hatten. Die Mehrzahl der Extraovate verfärbten sich, starben also ab, und zerfielen beim Herausnehmen; sie waren nicht cellulirt.]

eine eigenthümliche Gestalt zeigten, welche nicht ohne besondere Feststellungen allein auf die Wiederholungen der Substanzaustritte und auf die Widerstände der Gallerthülle zurückgeführt werden darf, so könnte man vielleicht nach Erkenntniss der Segmentirung auch eine active Gestaltbildung und eine entsprechende Structurbildung als mitbetheiligt vermuthen. Erstere hätte nur durch genaue Verfolgung der eventuellen nachträglichen Formwandlungen des Extraovates nachgewiesen werden können, was leider bis jetzt nicht geschehen ist, da die Segmentirung erst an den conservirten Präparaten, nach Befreiung von der Gallerthülle, wahrgenommen wurde. Eine besondere auf Selbstgestaltung hindeutende Structur konnte ich an den Schnitten der Extraovate nur insoweit nachweisen, als eine geschlossene Epithelschicht an der Oberfläche derselben sich herstellte. Ueber die wichtige Frage von der Abstammung dieses Kernmateriales werden erneute Versuche unter besonderer Berücksichtigung des Verhaltens derjenigen Extraovate, welche von vorn herein nicht durch einen Strang mit dem Ei in Verbindung geblieben sind, im nächsten Frühjahr Aufschluss geben [s. Nr. 24].

[**443**] Die am „weissen" Pole angestochenen Eier sind zumeist trüb geworden und nur wenige haben sich zwei Tage lang entwickelt; zwei davon unter Bildung eigenthümlicher, das Ei parallel oder in leichter Convergenz umziehender Furchen, je zwei an einer Gastrula (vielleicht blos post mortem entstandene Falten).

Beim **Anstechen nach der ersten Furchung** beobachtete ich zunächst, dass manchmal die zweite Furche auf der angestochenen Seite durch die Anstichstelle hindurch sich bildete, auch wenn die Furche selber dadurch „schräg" zur ersten Furche und zur anderen Hälfte der zweiten Furche, im Bereiche der anderen Zelle, zu stehen kam [s. S. 165 Anm.].

Von vier verletzten Eiern eines Versuches an Rana fusca entwickelten sich zwei, von denen eines eine nicht vollkommen geschlossene Gastrula mit Anlage asymmetrischer Medullarwülste [Asyntaxia] bildete; der Tod erfolgte unter Trübung, also wohl durch Infection. Das andere Ei schloss den Urmund und zum Theil das Medullarrohr und bildete eine normale Schwanzanlage; vor der letzteren aber ist das Medullarrohr offen geblieben, und der

Embryo zeigt an seiner ventralen Wandung einen circumscripten Defect der schwarzen Schicht, durch welchen die weisse darunter liegende Schicht sichtbar wird. Er stirbt am vierten Tage allmählich von einer Verletzung am Kopfe aus, aber indem die Wundstelle grau macerirt erscheint und der Epithelsaum in der Umgebung in den Zustand der Framboisia minor übergeht, welche sich mit dem Weiterschreiten der Maceration zugleich weiter verbreitet.

Ueber die Folgen der **Verletzung nach der zweiten Furchung** steht mir ein reicheres Material mit besserer Localisation zur Verfügung, da eine der diesjährigen Serien (von 1884) hierher fällt. Nachdem ich im vorigen Jahre gefunden hatte, dass die erste Furche unter normalen Verhältnissen schon die Richtung der künftigen Medianebene bestimmt (s. Nr. 16) und, abgesehen von kleinen Correctionen während der nächsten Furchungen, das Material des Eies dem entsprechend theilt, erhielt eine genaue Notirung der Anstichstelle einen höheren Werth.

Zugleich hatte ich gefunden, dass bei Rana esculenta schon zur Zeit der ersten Furche über das Vorn und Hinten [Cephal und Caudal] entschieden ist, da die Eiaxe sich schräg einstellt und [**444**] der Urmund immer zuerst auf derjenigen Seite entstand, wo der weisse Pol mit einem Saum an der oberen Fläche des Eies sichtbar wurde, und dass die zweite Furche dieser Ungleichheit der durch sie geschiedenen Theile dadurch Ausdruck giebt, dass sie mehr nach diesem weissen Theile hin gelagert ist.

Zugleich aber hatte ich nach einer einzigen gemachten Beobachtung die Vermuthung ausgesprochen, dass unter noch unbekannten Umständen die so durch ihre Stellung zur Eiaxe und zum künftigen Embryo physiologisch bestimmte normal „zweite“ Furche zeitlich auch als „erste“ auftreten könnte. Diese Vermuthung bestätigte sich in diesem Jahre unerwünscht häufig und zwar unter Umständen, welche zugleich eine Localisirung zu erschweren geeignet war. Doch glaube ich die Ursache dieses Vorkommnisses aufgefunden zu haben und diese Fehlerquelle daher bei den nächsten Versuchen vermeiden zu können. Damit erklärt und erledigt sich auch Rauber's irrthümliche Einwendung, dass nor-

malerweise die erste Furche quer zur künftigen Medianebene stehe, denn er hat seiner Angabe nach unter Umständen untersucht, welche ich als die Ursache dieses „Anachronismus der Furchen“ erkannt habe[1]).

Zunächst will ich einige beim Anstechen in diesem Stadium beobachtete Einzelheiten erwähnen, ohne damit aber andeuten zu wollen, dass sie gerade diesem Stadium eigenthümlich wären. In mehreren Fällen wurde eine feine Nähnadel durch das viertheilige Ei hindurch und in den Wachsboden des Gefässes gesteckt und stecken gelassen. Die im einen Falle unversehrt gebliebenen drei Zellen theilten sich danach noch einmal, bildeten die Aequatorialfurche und platteten sich darauf zur gemeinsamen Kugelform des Eies ab (s. S. 156); die durchstochene Zelle theilte sich dagegen nicht weiter. Im Wesentlichen derselbe Erfolg trat ein, wenn zwei neben einander gelegene Zellen gleichzeitig durchspiesst waren. Man kann fragen, welche Correlation der Zellen unter einander durch die Verletzung der „einen“ Zelle gestört wurde, oder welche deletäre Wirkung von der verletzten auf die unverletzte Zelle ausging, um den Tod aller [**445**] hervorzubringen. Wenn alle vier Zellen in gleicher Weise dadurch verletzt wurden, dass die Nadel längs der Furchungsaxe eingestochen war, theilten sich alle blos noch einmal. Die Nähnadeln selber, welche einen Tag in dem Ei verweilt hatten, zeigten ganz bestimmte Arrosionsfiguren, welche nach der Herausnahme und nach dem Abwischen noch deutlich die intraovale Strecke und die äussere und innere Grenze der in der Gallerthülle befindlich gewesenen Strecke erkennen liessen und auf sehr kräftige oxydirende Wirkungen aller dieser Theile hindeuteten. An einer zur Durch-

[1]) Vgl. meine Erwiderung auf Rauber's Vortrag im Tageblatt der 57. Versammlung der Naturforscher und Aerzte zu Magdeburg 1884 S. 330. [Es ist der Umstand, dass den Eiern nach der Befruchtung wenig Wasser zugesetzt wurde und sie sich daher in ihrer Hülle nicht rechtzeitig mit dem weissen Pol nach unten drehen konnten (siehe ferner S. 176). Durch diese Zwangslage entstanden innere Störungen, von denen ich das Auftreten der Querfurche als erste ableitete. Der Mechanismus dieses Verhaltens wurde erst später von mir ermittelt (s. Nr. 20, S. 52 und Nr. 21, S. 201). Rauber hatte, wie er mittheilte, gleichfalls den Eiern wenig Wasser zugesetzt; seine Eier befanden sich also auch zumeist in Zwangslage (s. Nr. 20, S. 43).]

stechung verwendeten Stecknadel war ein brauner Fleck, wohl von Schwefelkupfer herrührend, zu bemerken.

Einige Male beobachtete ich, dass nach dem blossen Anstechen einer der vier Zellen die der Anstichstelle nächste Furche sich nachträglich verschob, bis sie durch die Anstichstelle hindurchging[1]), wobei dann auch die anderen Furchen in ihrer Richtung etwas mitalterirt wurden, und einmal eine vorher nicht vorhandene sog. „Brechungsfurche" entstand. Im Beitrag III [Nr. 20, S. 22] wird über weitere Alterationsversuche der Furchen berichtet.

Einer meiner ersten Anstechversuche an Froscheiern bestand darin, dass eine der vier Zellen des zweimal gefurchten Eies von Rana fusca oben grob aufgeschlitzt wurde, blos um zu sehen, wie viel eventuell vertragen werde. Es trat sehr viel Eiinhalt aus. Gleichwohl entwickelte sich das Ei weiter und liess einen deutlichen Acephalus hervorgehen. Vor den Kiemenhöckern des in seiner Entwickelung stark verzögerten Embryos befand sich nur eine unregelmässig geformte, aber allenthalben schwarz überzogene Masse von kaum einem Viertel der Masse eines normalen Kopfes, während der übrige Theil des Embryo vollkommen normal gestaltet war[2]), aber auf Berühren und Anstechen nicht recht reagirte. Am sechsten Tage macerirte das Thier vom vorderen Ende aus und es trat Framboisia minor am Rumpfe ein.

[[1]) Dies und das ähnliche, auf Seite 163 mitgetheilte Vorkommniss könnte man so deuten, dass auch das Moment des geringsten Theilungswiderstandes bei der Bestimmung der Richtung der Zelltheilung manchmal in gewissem Grade mit zur Geltung kommt, da hier unter Abweichung von der Norm diejenige Stelle aufgesucht wurde, an welcher die ziemlich starre (aber elastische) Eirinde bereits durchbrochen war.

Doch war in den letzterwähnten Fällen die neue Furche mit der sie ausgleitenden neuen Rinde schon tief in das Ei hinein bereits gebildet; und diese Furche verschob sich nur. Da sich auch sonst ergeben hat, dass das Moment geringsten Zelltheilungswiderstandes kein herrschendes ist, indem manchmal sogar in den Richtungen grössten Theilungswiderstandes getheilt wird (s. Nr. 31, S. 275), so ist es wohl wahrscheinlicher, dass die alterirende Einwirkung des Fremdkörpers im Zellleib den bereits eingeleiteten Sonderungsvorgang aus seiner Richtung ab- und auf diese Stelle hinlenken kann.]

[[2]) Dies weist auf Selbstdifferenzirung dieses übrigen Theiles hin.]

Bei der diesjährigen Versuchsreihe (1884) (an Rana esculenta) wurden die Anstichstellen in kleine Situationsskizzen der oberen Hemisphäre nebst der Lage der beiden ersten Furchen und der Stellung des weissen Saumes eingetragen. Bei einer Anzahl der Eier aber stand die Eiaxe fast senkrecht oder bei anderen fanden Pigmentumlage- [**446**] rungen in der Eirinde statt (s. Nr. 20 S. 52), so dass zur Zeit der Operation vorn und hinten am Eie oft nicht sicher zu bestimmen war. Von 28 operirten Eiern dieser Serie entwickelten sich 11 anscheinend normal, 13 bildeten Abnormitäten und 4 starben vor der Gastrulabildung ab.

1. (Nr. 113.) Anstich rechts hinten an der Grenze des Weissen und Braunen, also in der Gegend der präsumptiven Anlage des Urmunds. Effect: Am Rande des Urmundes hängt noch das Extraovat und ist so fein gefurcht als das Material der Gastrula selber. Der Urmund ist noch weit offen, aber seine Abgrenzungsfurche von braunen, kugelig gerundeten, also Framboisia minor darstellenden Zellen ausgefüllt; und letztere haben sich auch noch auf den angrenzenden Theil des weissen Dotters ausgebreitet. Dieser interessante abnorme Vorgang wurde wiederholt an Eiern beobachtet, welche mehrere Tage lang auf der Gastrulastufe stehen blieben, ohne im Stande zu sein, sie zu überschreiten.

2. (Nr. 114.) Die gleiche Operation mit dem gleichen Effect.

3. (Nr. 116.) Verletzung wiederum an der Stelle der präsumptiven Urmundsanlage etwas rechts neben der ersten Furche. Die Medullarwülste werden gut ausgebildet, aber die Rückenfurche schliesst sich nicht; ihre ventrale Vereinigung zeigt hinter der Mitte der Länge der Medullarfurche einen quergestellten Defect in der braunen Schicht, innerhalb dessen weisse Substanz sichtbar ist (s. S. 160)[1]. Ueber diese Stelle ist der ganze Embryo lordotisch rückwärts gekrümmt, so dass der hinterste Theil und der Nackentheil sich fast berühren, wobei sich neben dem Defect die Medullarwülste stark seitwärts ausbiegen. Kopftheil von vorn her abgeplattet, aber trotz mangelnden Schlusses des Medul-

[1) Auch diese Missbildung wurde später von mir nach der Erkenntniss ihrer Bedeutung als Asyntaxia medullaris bezeichnet (s. Nr. 22, S. 133, Nr. 23, S. 700).]

larrohres schon etwas specifisch geformt; Haftnapfpigment schon beiderseits gut ausgebildet und scharf abgegrenzt.

4. (Nr. 140.) Anstich an derselben Stelle, aber mehr rechts von der ersten Theilungsebene. Defect wie vorher (Asyntaxia), Embryo aber weiter entwickelt; Schwanz ausgebildet, gleichfalls lordotisch rückwärts gebogen, berührt den schon etwas mehr differenzirten Kopftheil, in dessen vorderstem Bereiche die Medullarwülste sich berühren. Die seitliche Ausbiegung der Medullarwülste an der Defect- und Biegungsstelle ist asymmetrisch, mehr nach links [**447**] entwickelt. Haftnapfanlage beiderseits vorhanden. [Eine andere Skizze trägt leider gleichfalls die Nr. 140 und ist bei ihr die Anstichstelle links, aber als auf der Unterfläche des Eies gemacht, notirt; der zweite unter Nr. 140 aufbewahrte Embryo ist weiter entwickelt, ausgeschlüpft und anscheinend normal.]

5. (Nr. 117.) Neben der ersten Theilungsebene am Rande der oberen Hälfte des Eies (rechts hinten oder links vorn) angestochen. Embryo stark deform, schwer zu deuten. Medullarrohr anscheinend geschlossen. Links vorn[1]) am Rumpfe und seitlich an der Halsgegend hängt noch die ausgetretene braune Substanz heraus; Embryo nach dieser Stelle hin stark concav gebogen. Scheitelpigment verstärkt; Haftnapfpigment und Haftnäpfe nicht angelegt, Schwanzanlage unterscheidbar.

6. (Nr. 118.) Anstich am Rande der unteren Hälfte des Eies, entweder rechts hinten oder links vorn. Embryo der Hauptsache nach normal gestaltet mit deutlicher Kopfmodellirung und Schwanzanlage, nach der linken Seite concav gebogen; nur rechts am Halse ein kleiner streifenförmiger Defect der braunen Schicht, durch welchen weisse Substanz hervortritt.

7. (Nr. 119.) Anstich rechts neben der ersten Furchungsebene etwas nach vorn von der Mitte des Eies, also an der rechten vorderen (grossen) Zelle. Die Symmetrieebene der Pigmentvertheilung auf der

[1]) In Bezug auf das Ei bedeutet [noch in dieser Schrift] hinten stets die Seite, wo die erste Anlage des Urmunds erwartet wurde, vorn die entgegengesetzte Gegend (s. S. 164 und S. 113 Anm.). Am Embryo bedeuten hinten und vorn schwanz- und scheitelwärts. Oral wird blos am Rumpfe verwendet, da es an Hals und Kopf logischerweise die verschiedensten Richtungen bezeichnen würde.

oberen Hemisphäre und die erste Furche fallen nicht zusammen, sondern bilden einen Winkel von 45^0. Embryo nach links zusammengebogen bis zur Berührung von Kopf und Schwanz. Körperform im Ganzen wohlgebildet mit Kiemenansätzen und Haftnäpfen, nur der Scheitel des Kopfes klein, faltig, wie von mehreren Seiten zusammengedrückt. Beim Conserviren des Embryo am fünften Tage hing das Extraovat nach einer Notiz im Journal noch durch einen dünnen Strang „oben" (soll wohl heissen am [**448**] Scheitel) mit dem Kopfe zusammen; doch ist die Ansatzstelle dieses Stranges nicht mehr mit Sicherheit aufzufinden. Die linke Seite des Embryo durch Durchschneiden des Embryo sichtbar gemacht, ist blass und etwas platt, zeigt aber nirgends einen Defect. Häufig ist die Seite, nach welcher das Embryo gebogen ist, blass, pigmentarm. Die Biegung selber aber ist auffallend häufig nach links erfolgt.

8. (Nr. 115.) Anstich dicht links neben der ersten Furchungsebene an der hinteren Ecke der vorderen Zelle. Embryo entsprechend der Entwickelungsstufe von vier Tagen im Ganzen wohl ausgebildet, Medullarrohr geschlossen; Kopf und Schwanz wohl modellirt und nach links gebogen; Rest des Urmundes unter dem Schwanz etwas nach rechts verlagert. Rechts am Halse ein brauner Höcker. Links ist neben dem Medullarrohr auf der Grenze des Hals- und Rumpftheiles ein circumscripter braun umgebener kleiner Defect!

9. (Nr. 120.) Anstich dicht neben der ersten Furchungsebene, entweder etwas links vor oder rechts hinter dem oberen Eipole. Embryo im Ganzen wohlgegliedert und geformt, Rumpf und Schwanz bis zur Berührung nach links gebogen; Gehirntheil des Kopfes zu klein, besonders links braun pigmentirt und faltig verkrüppelt. Das Extraovat, vielleicht $^1/_{15}$ des Eies betragend, war noch vor dem Conserviren durch einen Strang mit dem Kopfe verbunden, ist segmentirt in derselben Feinheit wie die Masse eines Durchschnittes aus dem Rumpfe des Embryo. Das Extraovat ist viel grösser als der Verkleinerung des Kopfes entspricht.

10. (Nr. 141.) Anstich in der Mitte der oberen Fläche der linken vorderen Zelle. Embryo wie der vorhergehende entwickelt und nach links

zusammengebogen. Kopf gleichfalls etwas faltig deformirt, besonders links im Gehirntheil, daselbst findet sich eine schmale, schräg verlaufende prominirende Leiste, welche nach dem Vergleich mit anderen Embryonen, wo eine solche Leiste noch stellenweise gespalten war und das Weisse hindurchsehen oder gar hervortreten liess, als die Narbe eines eben geschlossenen Defectes der oberflächlichen Schichte aufgefasst werden kann.

[**449**] 11. (Nr. 142.) Die hintere rechte Zelle vorn oben rechts angestochen. Embryo durch Krümmung blos im Halstheile bis zur Berührung von Kopf und Schwanz nach rechts zusammengebogen, sonst wohlgeformt, bis auf einen links vorn am Kopfe sich findenden Defect der braunen Oberflächenschicht, welcher die Gegend des fehlenden linken Haftnapfes einnimmt. Das Pigment ist aber um diesen Defect nicht zu einem geschlossenen Abgrenzungssaum verdichtet; auch hat das Epithel der Umgebung nicht angefangen, sich mit einem abgerundeten Saum auf den Defect auszubreiten; derselbe begrenzt sich im Gegentheil scharfrandig mit vielen feinen Zacken und ist somit als postmortal beigebracht zu betrachten, da jede Reaction des lebenden Organismus fehlt. Dagegen zeigt sich nach der Zerschneidung des Embryo an der Umbiegungsstelle seitlich an der rechten Kopfhälfte ein länglicher, von lebendiger Reaction der Umgebung zeugender Defect in der Oberflächenschicht.

Die andern missbildeten Embryonen sind, durch Abfall der Etiquetten oder durch Zerstörung in Verlust gerathen. Desgleichen zwei schon nach 30 Stunden zur Untersuchung der Verletzungsstelle im Blastulastadium aufgehobene Eier.

Von weiteren, anscheinend normalen, bereits ausgeschlüpften Embryonen sind sechs nach Verletzung der oberen, drei nach Verletzung der unteren Hemisphäre entstanden. Sie bekamen schliesslich zumeist Hydrops der Halsgegend unter starker seitlicher Verwölbung der Kopfnieren. An einem der Embryonen ist eine circumscripte hydropische Stelle auch noch mitten in der Bauchgegend. Ein zehnter Embryo zeigte dagegen allmählich eine runzelige Deformation des Schwanzes mit abnorm starker Pigmentirung und Framboisia major et minor.

Beim **Anstechen nach der dritten Furche**, also nach der ersten Aequatorialfurche, erhielt ich neben anscheinend normalen Quappen und nicht weiter sich entwickelnden Eiern folgende Deformitäten resp. Defectbildungen. Bei Verletzung an der oberen Hemisphäre von Rana fusca: Ein Embryo zeigt die Medullarwülste ventral nicht durch schwarze Substanz verbunden, sondern in ganzer Länge durch die zu Tage tretende weisse Substanz von einander geschieden und nach hinten divergirend[1]). Medullarfurche dabei natürlich [**450**] offen; gleichwohl traten an dem nicht abgegliederten Kopftheil die Haftnäpfe auf. Links am Halse ist eine circumscripte stark prominirende Geschwulst. Ein anderer Embryo, 5 Tage alt, ist wohlgebildet in Kopf, Rumpf und Schwanz, aber mit einem schrägen, schmalen, in der Vernarbung begriffenen Defect der schwarzen Schicht auf der rechten Seite des Leibes und Halses. Zwei der normalen Embryonen wurden nach dem Ausschlüpfen noch bis zur quer verbreiterten Quappenform forterhalten und schienen auch da noch vollkommen normal und ernährten sich gut.

Für die Anstechung in späteren Stadien der Furchung ist zu bemerken, dass eine genaue Notirung der Anstichstellen, ob vorn, hinten, rechts oder links dadurch fast werthlos wird, dass die erste Furche nicht mehr kenntlich ist und bei unseren Anstechversuchen leicht Drehungen des Eies eintreten können. Letztere werden voraussichtlich auch die Veranlassung gewesen sein, dass in einigen Fällen von Anstechversuchen nach der zweiten Furche die Seite des notirten Anstichs nicht der Seite des Defectes am Embryo entsprochen hat; denn wenn unversehens [beim Fassen des Eies mit der Pincette und beim Einstechen der Nadel] eine Drehung von 45° stattgefunden hat, so war eine sichere Beziehung der Furchen nicht mehr möglich[2]).

[1]) Also Asyntaxia medullaris totalis, welche nach der später gewonnenen Einsicht in diesem Falle dadurch bedingt ist, dass die ventralen Theile in ihrer Entwickelung gestört werden, weshalb auch das seitliche Herabwachsen, die bilaterale Epibolie eine unvollkommene blieb (s. Nr. 23).]

[2]) Dieser Fehler, welcher den Werth der hier vorliegenden Versuche für die Localisation der Gegenden des Embryo auf das Ei sehr herabsetzt, wurde in späteren Jahren durch geringeren Wasserzusatz zu den Eiern, in Folge dessen sich

Von Verletzungen **nach der vierten Furche** habe ich folgende Präparate von Rana fusca aufgehoben: drei Embryonen, deren Eier an der Grenze der weissen und schwarzen Hemisphäre, also vielleicht in der Gegend der Anlage des künftigen Urmundes angestochen und nach vier Tagen aufgehoben wurden. Einer ist normal gestaltet; der andere in den Hauptformen desgleichen, zeigt aber in der Mitte der Länge des sonst überall geschlossenen Nervenrohres ein kleines rundes Loch, zu welchem ein weisser Pfropf heraussieht, ein Zeichen, dass auch ventral das Medullarrohr an der Stelle durchbrochen sein wird [Asyntaxia medullaris]. Lordose nicht stärker als auch sonst in diesem Stadium. Der dritte Embryo ist gleichfalls im Allgemeinen normal gegliedert, zeigt aber in derselben Gegend des Rückens und weiter nach hinten ein weites seitliches Auseinanderweichen der Medullarwülste [Asyntaxia], verbunden mit starker Lordose des Embryo. Das Medullarrohr ist oral davon geschlossen, aboral sind die beiden Schwanz- [**451**] anlagen vereinigt aber stark in die Breite gebildet. Von der starken Rückwärtsbiegung geht jederseits eine Falte schräg ventral und vorwärts über den Leib. Wir haben also zweimal eine Verbildung resp. Defect des Medullarrohres hinter der Mitte desselben, wie beim Anstechen des Eies an gleicher Stelle nach der zweiten Furche. Der eine dieser beiden Fälle zeigt bereits ein kräftiges erfolgreiches Regenerationsbestreben, und wir wissen nicht, ob der ersterwähnte sich präsentirende Embryo überhaupt keine Störung in seiner Entwickelung erlitten hatte, oder ob sie bereits wieder ausgeglichen ist. Wenn eine Störung vorhanden war, so muss sie indess sehr gering gewesen sein, so dass sie bei der Besichtigung des Eies inner-

die Gallerthülle stark auf das Ei presst, besonders aber durch frühzeitige Controlle des unmittelbaren Erfolges der Operation vermindert. Ausserdem war bei diesen ersten Versuchen nicht bei Nacht beobachtet worden, weshalb die primären Entwickelungsstörungen unbemerkt geblieben und blos die secundären nach der damals noch nicht bekannten Postgeneration noch vorhandenen oder durch noch unvollkommene Postgeneration bedingten Alterationen wahrgenommen worden waren. Die daraus sich ergebende Inconstanz der Resultate war die Veranlassung, dass hier auch nur sehr wenige, auf die Localisation bezügliche Folgerungen abgeleitet wurden.]

halb der Gallerthülle übersehen werden konnte; denn ich habe meist die Regel befolgt, sobald wahrgenommene Entwickelungsstörungen ausgeglichen zu werden begannen, die Embryonen zu conserviren, da es mir vorerst nicht um das Studium der Regeneration, sondern der Entwickelungsalterationen zu thun war.

Vom Anstechen an der schwarzen Hemisphäre nach dem Auftreten der vierten Furche besitze ich acht Embryonen, gleichfalls im Alter von vier Tagen. Die Zahl der in jener Serie operirten Eier ist nicht notirt, aber es ist anzunehmen, dass alle Eier, welche sich überhaupt nach dem Eingriffe noch über die Blastula hinaus entwickelt haben, aufgehoben worden sind. Drei Embryonen zeigen bei normaler Anlage der einzelnen äusseren Theile eine Auftreibung der Kopf- und Halsgegend, welche im Spiritus zu einer starken Schrumpfung mit vielfachen Verbiegungen führte, so dass wohl ein hydropischer Zustand eines Hohlraumes vorhanden gewesen ist.

An einem dieser Embryonen ist durch Verletzung nach dem Härten der Medullarkanal im Hals- und hinteren Kopftheil geöffnet; er zeigt sich erweitert und stellenweise prominiren die Epithelien halbkugelförmig gegen das Lumen, ein Zeichen, dass die Framboisia minor, welche an der äusseren Oberfläche dieses Embryo vorhanden ist, auch an der inneren Oberfläche [also *Framboisia interna*] möglich ist. Der Embryo war also schon vor dem Conserviren von selber abgestorben, ohne dass ausser der früheren Operation eine Schädlichkeit eingewirkt hatte. Ein anderer Embryo ist normal gestaltet, [**452**] hat aber eine grosse Narbe auf der rechten Seite von Rumpf und Hals; ein zweiter desgleichen. Ein Embryo hat den Kopf mit den Haftnäpfen, sowie Kiemenanlagen gebildet; aber alles ist faltig verschrumpft an Kopf und Rumpf, und in der Mitte des Rückens fehlt die rechte Hälfte des Medullarrohres nebst den angrenzenden Seitentheilen des Rumpfes und durch den Defect tritt ein grosses viereckiges Stück weisser Masse zu Tage. Ein anderer Embryo zeigt die Medullarwülste blos vorn und hinten vereinigt[1]), sonst aber in ihrer ganzen Ausdehnung ein grosses, mit weisser Masse angefülltes Loch umgrenzend.

[[1]) Also Asyntaxia medullaris totalis.]

Dem noch übrigen Embryo fehlt die ganze rechte Hälfte des Rumpfes und Halses einschliesslich des rechten Medullarwulstes; und an deren Stelle tritt wiederum eine weisse Masse aus der schwarzen Umrandung heraus. Gleichwohl zeigt die linke Kopfseite eine Haftnapfanlage und Scheitelpigment. So viel ich weiss, ist eine derartige Missbildung mit Entwickelung blos einer Antimere, die ich als Hemicormus lateralis bezeichnen will[1]), noch bei keinem Wesen beobachtet worden.

Nach dem Anstechen der weissen Hemisphäre sind sechs Embryonen aufbewahrt, gleichfalls vier Tage alt, davon drei anscheinend normal sind. Einem sonst normal beschaffenen fehlt die linke Schwanzanlage und der angrenzende Theil der Rumpfwandung [Dreiviertel-Embryo]; einem anderen fehlt die rechte Schwanzanlage und an der rechten Seite des Rumpfes ist noch ein schmaler Defect in der Oberflächenschicht. Das letzte Ei ist auf dem Stadium der Gastrulabildung stehen geblieben; es schien eine reguläre Rückenfurche angelegt zu haben [?]; dieselbe ist aber durch Verschrumpfung und Framboisia nachträglich wieder undeutlicher geworden.

Nach dem Anstechen an der unteren Seite des Eies ist also entweder keine Verbildung oder ein dorsal oder ventral an dem hintersten Theile des Embryo gelegener Defect entstanden. Nach dem Anstechen an der hinteren Grenze des Weissen und Schwarzen waren die Störungen in der Mitte des Medullarrohres, und bei Verletzung innerhalb des schwarzen Theiles der oberen Hemisphären zeigten sich Störungen oder [**453**] Defecte ventral oder dorsal an der Kopfhälfte des Embryo.

Beim Anstechen nach der **fünften** Segmentirung erhielt ich wieder einmal ein Fehlen fast der ganzen rechten Seite von Kopf, Hals und Rumpf [*Hemiembryo dexter*], bei undeutlicher Abgliederung dieser Theile linkerseits. Ein anderer Embryo hat sich viel weiter entwickelt, ist ausgeschlüpft und hat Kiemen; auf der rechten Seite des Rumpfes aber fehlt die Hälfte der schwarzen Bedeckungsschicht: gleichwohl ist die zu Tage tretende weisse

[[1]) Diese Art von Missbildung wurde später als *Hemiembryo lateralis*, speciell *sinister* von mir bezeichnet (s. Nr. 22, S. 129).]

Masse nicht abnorm aus dem Defecte herausgewölbt, ein Beweis, dass das oberflächliche Stratum nicht diese darunter liegenden Theile zurückzuhalten und in ihrer Form zu bestimmen braucht [also ein Beweis der Selbsterhaltung der Gestalt des Dotters][1]). Hinten am Rumpfe ist jederseits ein kleiner brauner Stummel, Tumor herausgewachsen, auf der einen Seite aber etwas weiter vorn als auf der anderen.

Nach der **sechsten** Theilung entstanden bei Anstechung am schwarzen Pol folgende Defecte. So bei einem Embryo ein Defect rechts neben dem nur vorn und hinten geschlossenen Medullarrohr; zugleich fehlt der mittlere Theil des rechten Medullarwulstes selber; die linke Seite des Kopfes zeigt fast normale Form der einzelnen Theile, während rechts nur der Haftnapf unterscheidbar ist. Bei dem anderen Embryo fehlt das hintere Drittel des rechten Medullarwulstes und die angrenzende seitliche Rumpfwandung; ein Strang des Extraovates tritt mit der durch den Defect zu Tage tretenden weissen Masse in Verbindung; das Medullarrohr ist in der vorderen Hälfte geschlossen. Der Kopf normal gestaltet, mit Kiemenansätzen und Haftnäpfen.

Von sieben am weissen Pol angestochenen Eiern haben drei Embryonen Defecte am Hinterleib und in der Schwanzanlage; ein Embryo hat einen gespaltenen Schwanz, welcher in vielfach geknickte sonderbare Formen ausgewachsen ist, aber metamere Gliederung nur in seinem dicksten Hauptheil erkennen lässt. Zwei Embryonen sind normal. Diese und derjenige mit dem abnormen Schwanz werden einige Wochen erhalten und ernähren sich gut, bis sie wegen Aufblähung am Halse getödtet und conservirt werden.

[454] 2. Blastula, 19 Stunden nach der Befruchtung angestochen.

1. (Nr. 133.) Auf der Mitte des oberen Poles dicht neben der Medianebene angestochen. Etwa $^1/_{15}$ der Eisubstanz betragendes

[[1]) Das nicht gerade seltene Hervordringen von Dotter aus dem Urmund vor dem Schluss des letzteren deutet demnach wohl darauf hin, dass diese Dotterzellenmasse passiv durch die Umschliessungsschicht hervorgedrängt wird, obschon im Innern noch Höhlungen vorhanden sind.]

gefurchtes und mit einem Netz von Pigmentzellen überzogenes Extraovat. Embryo 5 Tage alt, stark nach links gebogen, sonst anscheinend normal bis auf einen kleinen Tumor am Schwanze in der Nähe der Schwanzspitze. Kein äusserer Defect.

2. (Nr. 137.) Anstich oben hinten an der Grenze des Braunen in der ersten Furchungsebene. Embryo 5 Tage alt, ausgeschlüpft, gut entwickelt.

3. (Nr. 135.) Embryo normal geformt, hat aber eine grosse braune Narbe am Hinterleib.

4. (Nr. 134.) Hinten an der Grenze des Braunen in der Gegend der ersten Furchungsebene angestochen. Embryo ausgeschlüpft, normal gegliedert, aber bis zur Verklebung von Kopf und Schwanz nach links concav gebogen; hatte nach dem Journal früher einen kleinen Defect rechts am Halse. Doch führt hierüber die Beobachtung des Embryo innerhalb der Gallerthülle leicht zu Täuschungen, wenn der im Fruchtwasser verbliebene Theil des Extraovates nachträglich mit einer Stelle des Embryo verklebt! Jetzt ist blos der Kopf etwas verschrumpft.

5. (Nr. 125.) Anstich am Rande in der Gegend der ersten Furchungsebene. Embryo gut entwickelt in Kopf, Rumpf und Schwanz; links neben dem Schwanze ist das grosse, etwa 1/5 betragende Extraovat noch in Verbindung mit dem Hinterleibe und verdrängt die Schwanzspitze nach rechts. Austritt braun mit gefurchtem Materiale überzogen. Der Schwanz selber hat links nahe seiner Spitze eine circumscript hervortretende Geschwulst.

Vier Embryonen sind anscheinend ganz normal, zwei davon bis zur Berührung von Kopf und Schwanz nach links gebogen.

In einer andern Glasschale wurden 26 Eier gleichfalls nach 19 Stunden angestochen, welche aber behufs anderer Beobachtungen die ersten drei Tage in Zwangslage fixirt waren; sie waren indess derart aufgesetzt, dass die Eiaxe ziemlich in normalem Grade geneigt stand; fraglich musste blos bleiben, ob die Neigung auch [**455**] nach der richtigen, der inneren Anordnung der specifisch ungleich schweren Eitheile entsprechenden Seite erfolgt war.

1. (Nr. 106.) Erste Furche stand quer zur Symmetrieebene der Einstellung des Pigmentes. Anstich in der Mitte des oberen Poles. Embryo ohne sichtbaren Defect, dorsale Theile an Kopf, Rumpf und Schwanz gut angelegt, aber ventral eine grosse Aufblähung, welche den ganzen Embryo deformirt und rückwärts concav biegt.

2. (Nr. 107.) Erste Furche steht wiederum quer, Anstich von oben in der Mitte des schwarz-weissen Saumes, also an der Stelle der ersten Anlage des Urmundes. Embryo: Kopfanlage sehr undeutlich gegliedert, Lordose bis zur Berührung von Kopf- und Schwanzanlage, Medullarrohr in der Mitte mit einem grossen Defect [Asyntaxia]. Extraovat gross, vielleicht $^1/_7$ des ganzen Eies betragend, gefurcht, unregelmässig mit braunem intercellularem Pigment bedeckt.

3. (Nr. 108.) Anstich in der Nähe des Randes der oberen Hemisphäre; Extraovat so gross wie in Nr. 107 und ebenso beschaffen. Embryo etwas weiter entwickelt als Nr. 107, aber mit ebenso gelegenem Defect [Asyntaxia] und gleicher Lordose.

4. (Nr. 109.) Anstich neben der Mitte des oberen Poles. Genauere Angabe über die Lage der Anstichstelle ist in dieser Serie manchmal nicht möglich, da bei Zwangslage die Pigmentvertheilung oft eine zu unregelmässige wird und auch die zweite Furche oft zuerst auftritt. Medullarrohr geschlossen, Kopf gut modellirt, Embryo nach rechts gebogen; neben der kleinen Schwanzanlage ist rechts ein kleiner Defect der Oberflächenschicht; Rumpf im Verhältniss zum Kopf auffallend zu kurz. Extraovat etwa $^1/_6$ des Eies betragend, gefurcht, pigmentirt.

5. (Nr. 110.) Extraovat sehr gross, fast $^1/_4$ des Eies betragend, gefurcht. Embryo: Kopf gut angelegt, ebenso Schwanzanlage vorhanden, Lordose bis zur Berührung beider; Rumpf dorsal so verkürzt, dass sich zwischen Kopf- und Schwanzanlage nur ein sehr kleines Stück Medullarrohr findet. Dieses ist in der Mitte seitlich verbreitert aber fast geschlossen und bietet nur rechts noch eine kleine weisse Stelle dar. [Defect und bereits fast geschlossene Asyntaxia medullaris.]

6. (Nr. 111.) Blastula am Rande angestochen. Embryo: Medullarrohr in ganzer Ausdehnung offen geblieben; gleichwohl [**456**] Kopftheil durch weitere Gliederung vorn und an den Seiten kenntlich, Leib nach rechts verbogen und wie narbig eingezogen.

7. (Nr. 112.) Neben der Mitte des oberen Poles angestochen. Austritt etwa $^1/_9$ des Eies betragend, gefurcht. Embryo: lordotisch gekrümmt, Medullarrohr ganz offen, mit Verbreiterung an der Stelle der Concavität und daselbst ein Defect [Asyntaxia], durch welchen die weisse Substanz noch sichtbar ist; Kopf vorn und an den Seiten schon etwas mehr gegliedert als in Nr. 111.

8. (Nr. 121.) Anstich ganz am Rande. Extraovat etwa $^1/_4$ der Masse des Embryo erreichend, haftet noch mit ziemlich breitem kurzem Verbindungsstrang rechts neben und unter dem Schwanze und besteht offenbar vorwiegend aus Dottermaterial, etwas über die Hälfte desselben darstellend. Embryo sonst normal entwickelt, weiter als alle vorhergehenden dieser Serie, nur der Schwanz durch das Extraovat nach links abgeknickt.

9. (Nr. 122.) Anstich an der Stelle der späteren Anlage des Urmundes (?); Extraovat sehr gering, dunkelbraun, gefurcht. Embryo anscheinend vollkommen normal im Stadium des Ausschlüpfens.

10. (Nr. 123.) Desgleichen in Anstich und Effect.

11. (Nr. 124.) Erste Furche steht quer. Anstich rechts neben der zweiten (physiologisch aber ersten, d. h. die Medianebene bestimmenden) Furche, fast in der Mitte der oberen Hemisphäre. Embryo im Ganzen normal, aber mit assymmetrischer Entwickelung des Kopfes.

12. (Nr. 138.) Erste Furche quer. Anstich dicht hinter derselben etwas links von der präsumptiven Medianebene. Embryo wohlgegliedert im dorsalen Theil, mit langem Schwanz. Gesichtstheil des Kopfes fehlt fast ganz und zeigt zahlreiche weisse kleine Auswüchse. Hinterer Theil des Rumpfes ohne Dotter; letzterer hängt als runder Klumpen ventral an der Halsgegend.

Ausserdem finden sich noch acht Embryonen von im Allgemeinen normaler Bildung entsprechend einer Entwickelung von sechs Tagen vor; davon hat einer einen verschrumpften Kopf, drei

haben Hydrops der ventralen Halsgegend. Das Extraovat war bei einigen dunkelbraun, bei anderen hell.

[**457**] Aus den Versuchen dieser Serie ergiebt sich also, dass auch beim Anstechen des Eies in einem sehr späten Furchungsstadium, auf der Blastulastufe, noch circumscripte Defecte am Embryo die Folge von Substanzaustritten sein können; aber sie waren auffallenderweise relativ seltener als bei den gleichen Eingriffen in früheren Stadien, während man doch eher erwarten sollte, dass sie bei späteren Operationen immer sicherer eintreten würden. Es lassen sich indess auch dafür schon verschiedene Gründe denken; vielleicht ist das Material des Ectoblast schon zäher, fester unter sich vereinigt, und blos das Dottermaterial ist noch locker genug, um in reichlicherer Menge durch den Stichkanal auszutreten; eine Auffassung, welche durch die Versuche an den späteren Stadien eine grössere Wahrscheinlichkeit erhält.

Die Ergebnisse dieser vorstehend mitgetheilten Anstechversuche am Froschei vor und während der Furchung lassen trotz der Unvollständigkeit der Versuche doch schon einige **Folgerungen** ableiten, welche uns bedeutsame Fingerzeige über die Beschaffenheit des Eies und die Art der ersten Entwickelungsvorgänge desselben geben.

Wir erhielten als Allgemeinstes das Resultat, dass nicht alles Keimmaterial unerlässlich nöthig für die Entwickelung ist; eine Folgerung, welche indess auch schon aus einem fast als normal zu bezeichnenden Vorkommniss sich ergiebt. Beim Verschlusse des Urmundes wird nämlich sehr häufig ein kleiner, manchmal auch ein recht ansehnlicher Theil des weissen gefurchten Keimmaterials, der Dotterpfropf, abgeschnürt und so von der Betheiligung an der Bildung des Embryo ausgeschlossen, ohne dass diese selber dadurch erkennbar alterirt würde. In diesem letzteren Falle werden aber bestimmt gelagerte, weisse und wohl nur als Nahrungsdotter zu verwendende[1]) Theile entfernt; während in unseren Versuchen aus verschiedenen

[[1]) Diese Annahme scheint nicht ganz richtig, denn wenigstens die oberflächlich gelegenen Zellen dieses Pfropfes würden wohl zu bestimmten Theilen des Entoderm geworden sein, wenn sie nicht abgestossen worden wären.]

Gegenden des Eies fein- und grobkörniges, schwarzes und weisses Material oft ohne erkennbaren Nachtheil dem Entwickelungsprocess entzogen wurde.

Weiterhin haben wir gesehen, dass das befruchtete Ei durch unsere mechanischen, die grosse Massenanordnung [NB. vorzugsweise des Dotters, weniger des Kernmaterials] störenden Eingriffe nicht zu einer ganz abnormen Thätigkeit veranlasst worden ist [s. Nr. 22 S. 285]. Vor Beginn der Versuche hatte ich daran gedacht, dass durch dieselben vielleicht einige Unordnung unter den Organen entstehen [**458**] könne, oder dass sogar ganz heterogene wunderbare, nicht auf einfache Weise von den Störungen ableitbare Formbildungen die Folge der Eingriffe sein würden. Dass nichts Derartiges geschehen ist, ist hochbedeutsam; doch sind die Versuche noch zu unvollständig, um diese Bedeutung mit Bestimmtheit formuliren zu lassen.

Statt so allgemeiner Wirkung der Störung ergab sich vielmehr, dass die „circumscripten Defecte" der Eisubstanz häufig „circumscripte Defecte" oder „circumscripte Verbildungen" an dem im Uebrigen wohlgestalteten Embryo zur Folge hatten; zweitens zeigte sich, dass wesentlich derselbe Effect entstand, einerlei in welchem Stadium der Furchung die Verletzung vorgenommen war, dass also die Eingriffe in den früheren Perioden der Entwickelung nicht allgemeinere, auffallend grössere Bezirke des Embryo afficirende und in stärkerem Maasse von der normalen Bildung abweichende Folgen hervorbrachten, als die gleichen Eingriffe in späteren Stadien der Furchung; wiederum zwei für die Auffassung der Entwickelungsvorgänge hochbedeutsame Thatsachen.

Die bisherigen Resultate der Anstechung vor der Furchung und nach dem Beginne derselben weichen insofern von einander ab, als im ersteren Falle keine Defecte in der schwarzen Oberflächenschicht, sondern blos das Ausbleiben der Bildung einzelner Theile aus derselben bei ununterbrochener Continuität des äusseren Ectodermstratums zu beobachten war; einige Male wurde dasselbe auch im zweiten Falle beobachtet. Grössere Versuchsreihen an vor der Theilung verletzten Eiern müssen erst feststellen, ob dies

ein dieser Periode constant zukommendes Merkmal ist, oder ob nicht auch circumscripte Defecte in der Continuität des Ectoderm vorkommen können.

Man wird vielleicht geneigt sein, aus den Versuchsergebnissen auch schon speciellere Schlüsse, besonders über die eventuelle Verschiedenheit und über die Localisation des Keimmateriales [für die Theile des Embryo] im Eie, sowie über Selbstdifferenzirung der Eitheile zu ziehen; doch würden diese Folgerungen zur Zeit verfrüht sein und müssten gewärtigen, durch die weiteren Versuche widerlegt zu werden. Ich behalte mir daher die Entscheidung nach diesen Richtungen hin vor, bis ich einerseits die Ursache des häufigen Ausbleibens jedes [**459**] Defectes am Embryo sicher ermittelt habe [s. S. 186 den Hinweis auf die ausgetretene Kernsubstanz, ferner Nr. 22 S. 285 und Nr. 24 S. 2], und bis andererseits die Methode der Localisation so verbessert ist, dass die Resultate der Wiederholung desselben Eingriffes constant geworden sind, und es sich danach verlohnt, die künstlichen Missbildungen genau microscopisch zu untersuchen und so alle Alterationen der Entwickelung nicht blos die äusserlich sichtbaren festzustellen [s. Nr. 22 S. 287].

Die so gewonnene Möglichkeit, eine bestimmte Stelle am Eie auf eine circumscripte Stelle am Embryo zu beziehen, verspricht, uns manche genauere Auskunft über die Bildungsvorgänge selber gewinnen zu lassen.

Gegenwärtig sei blos auf die Bedeutung der Erscheinung hingewiesen, dass nach dem Anstechen des Eies in der ersten Furchungsebene am oberen schwarz-weissen Saum, bei Rana esculenta, also an der Stelle der Anlage des künftigen Urmundes, der Defect am Embryo immer dicht hinter der Mitte des primitiven Medullarrohres sich fand; während der aboral davon liegende Abschnitt des Rohres, ebenso wie der orale Theil normal waren. [Siehe die folgende Ableitung berichtigend S. 185 Anm.] Dies weist wohl darauf hin, dass der hintere Theil des Medullarrohres auf der weissen Hemisphäre gebildet wird, und dass dies durch Vorwachsen der dorsalen Urmunds-

lippe gegen die ventrale hin geschieht, wie dies schon PFLÜGER[1]) zufolge seiner Beobachtung der Wanderung des Urmundes angenommen hat. Denn wenn man annehmen wollte, dass nur die äussere und die dorsale Umgebung des Urmundes wüchse und dadurch allein der dorsale Rand des Urmundes passiv nach hinten also ventral verschoben würde, so würde auch die Defectstelle mitverschoben werden. Eine solche Verschiebung findet nach O. HERTWIG's Angaben über die Verdünnung des Ectoblast in gewissem Grade statt; darüber geben meine bisherigen Versuche keine Auskunft, da keine Vorkehrungen getroffen wurden, um dies festzustellen. Jedenfalls aber ist hinter der Anstichstelle in der Gegend der ersten Anlage des Urmundes viel Ectoblast neu entstanden, und ich will dasselbe entsprechend seiner besonderen genetischen Bedeutung mit einem besonderen Namen belegen und als hinteres Medullarfeld bezeichnen. Da mit [**460**] der Anlage des Urmundes hier eine Furche entsteht, welche selber nach hinten rückt, so muss das hinter der Anstichstelle neu gebildete Gewebe aus Material gebildet werden, welches vorher die Wandung dieser Furche dargestellt hat. Die Furche ist die Oeffnung der Urdarmhöhle und ihre Wandung besteht aus einem dem Saum derselben nächsten Theile, dem Entoblast, und dem dem Saum abgewendeten Theile, dem Dotterlager.

(Das Dotterlager dem Entoblast selber zuzurechnen, weil es mit ihm continuirlich zusammenhängt, wie O. HERTWIG thut[2]), scheint mir functionell betrachtet, nicht ohne Weiteres zulässig. Sofern bei Substanzverlusten blos der Oberflächenschicht des weissen Poles constant sich Defecte in der Wandung der Urdarmhöhle ergeben sollten, so würde zu folgern sein, dass das an der unteren Eioberfläche gelegene Material das Entoblast liefert; gleichwohl würde ich das nach innen davon gelegene Dottermaterial nur dann zum Entoblast rechnen, wenn auch nach Austritt dieses

1) E. PFLÜGER, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryo. Zweite Abhandlung. PFLÜGER's Archiv Bd. 32 S. 39.

2) O. HERTWIG, die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. 1881. S. 26.

Materials solche Defecte entstünden. [Weiteres siehe im Register unter: Dotterzellen.] Ich erwähne dies hier nur, um anzudeuten, wie meine Methode uns vielleicht zu weiteren, über die Leistungsfähigkeit der descriptiven Methode hinausführenden Unterscheidungen zu führen vermag.

Es entsteht nun die Frage, woher das Material für den hinteren Theil des Medullarrohres, für das hintere Medullarfeld, stammt, ob von der weissen Oberflächenschicht, also von dem Entoblast, oder von dem ihm anliegenden Dottermaterial. Nach dem gegenwärtigen Standpunkte der Forschung wird man natürlich das Letztere anzunehmen geneigt sein, und man wird vermuthen, dass die von O. HERTWIG aufgezeigte Vegetationszone am inneren Saum des Urmundes das Dottermaterial verarbeitet und nach aussen neues Ectoblast, nach innen neues Entoblast liefert, welche beiden dann gemeinsam den Dotterpfropf in dorsiventraler Richtung und zugleich von den Seiten her convergirend allmählich überdecken und so den Urmund verkleinern. Zugleich wird es fraglich, wie weit neben diesem Modus der Gastrulabildung durch Ueberwucherung der unteren Fläche der Blastula [Epibolia] von dem dorsalen Seitenrande des Eies her noch eine active Einstülpung des Entoblast stattfindet; nach [**461**] den Abbildungen O. HERTWIG's (l. cit. Taf. II Fig. 1—5) zu urtheilen, brauchte sie nur minimal zu sein. Eine „Einstülpung" des „Ectoblast" zur „Bildung" der Urdarmhöhle dagegen kann durch die von mir beobachtete Thatsache wohl als widerlegt betrachtet werden.

Bezüglich der Entstehung des hinteren Medullarfeldes ist ausser der Bildung von der Vegetationszone am Rande der dorsalen und lateralen Urmundslippe aus, auch noch die Zusammenschiebung des Ectoblast von den beiden Seiten her (s. Nr. 23 S. 701) als eine Möglichkeit zu erwähnen; doch würde dann wohl die dorsale Lippe einen weniger reinen Bogen darstellen, sondern am Rande einen medianen Einschnitt und im Verlaufe eine Raphe zeigen. [Eine solche ist in seltenen Fällen besonders gegen Ende der Laichperiode der Frösche manchmal zu sehen und bei Tritonen von CH. VAN BAMBEKE beschrieben worden.]

Ueber die Bedeutung der Thatsache, dass nach dem Anstechen

am weissen Pole des Eies Defecte in dem Ectoderm des Hinterleibes entstanden sind, hoffe ich gleichfalls nach Verbesserung der Methode in Bezug auf genaue Localisation des Extraovates Aufklärung gewinnen zu können, desgleichen über die Quellen des Materiales des mittleren Keimblattes.

Der Befund, dass die dorsale Stelle des schwarz-weissen Saumes am Eie fast der Mitte des Medullarrohres des Embryo entspricht, giebt mir ausserdem Veranlassung, meine früher ausgesprochene Ansicht über die Bedeutung der zweiten Furche (s. Nr. 16) genauer zu präcisiren und damit zugleich quantitativ zu modificiren. Nach dem Nachweise, dass die erste Furche die künftige Medianebene des Embryo bestimmt, beobachtete ich weiterhin bei Rana esculenta, dass die zweite Furche derart excentrisch sich bildet, dass sie dem oben an einer Seite der braunen oberen Hemisphäre sichtbar werdenden weissen Saum genähert ist. An dieser bei Rana esculenta somit doppelt bestimmten Seite entstand stets der Urmund; von da aus entwickelte sich nach aufwärts der Kopftheil, so dass also zur Zeit der zweiten Furche schon über die Richtung kopf-schwanzwärts entschieden ist. Da wir nun aber gesehen haben, dass die Anlagestelle des Urmundes an der Seite des Eies fast der Mitte des primitiven Medullarrohres entspricht, während letzteres sich auf der weissen Hemisphäre noch weiter nach abwärts entwickelt, so erhellt, dass [**462**] es richtiger ist, zu sagen: mit der zweiten Furche ist schon über die Lage der „dorsi-ventralen Richtung" am Froscheie erkennbar entschieden; während die Richtung „kopf-schwanzwärts" schon am unbefruchteten Froscheie durch die Richtung von oben nach unten annähernd gegeben ist. Als ich im vorigen Jahre diese Verhältnisse untersuchte, galt die Eiaxe als die dorsiventrale Axe des Embryo; und da sich auch später der Embryo, wenn er nicht in Zwangslage erhalten wird, dementsprechend situirt zeigt, so war zunächst keine Veranlassung, an der Richtigkeit dieser überkommenen Auffassung zu zweifeln. Demnach fehlte nach der Bestimmung der Medianebene durch die erste Theilung blos noch die Entscheidung über kopf-schwanzwärts innerhalb dieser Ebene. Nachdem wir nun aber gesehen haben, dass die Eiaxe mehr der Längsaxe des

Embryo entspricht, muss nunmehr der Embryo im Verhältniss zum Eie gegen die frühere Auffassung um einen rechten Winkel gedreht werden; und die noch nicht bestimmte Richtung wird so die dorsiventrale. Ob die Bestimmung dieser Hauptrichtung wirklich erst mit der zweiten Furche geschieht, ob sie sogar gerade durch die zweite Theilung geschieht und unabänderlich durch dieselbe fixirt ist, oder ob pathologische Eingriffe noch nachträglich eine Aenderung ihrer Lage im Verhältniss zum ganzen Eie hervorzubringen vermögen, wird in dem dritten Beitrage erörtert [s. Nr. 20, 31 u. 33]. Ich will nicht unterlassen, besonders hervorzuheben, dass mit dieser gegenwärtigen Bestimmung der annähernd senkrechten Stellung der Längsaxe des Embryo im Eie nicht ausgedrückt ist, dass die zweite Furche etwa der mittleren Frontalebene des späteren Embryo entspräche und dementsprechend das Keimmaterial derart sondere, dass die beiden dorsalen Zellen wirklich allein das Material für das ganze Medullarrohr liefern. Besondere Untersuchungen haben darüber erst zu entscheiden und festzustellen, ob nicht der vorderste Theil des Medullarrohres noch im Bereich der oberen, der hinterste Theil desselben noch im Bereich der unteren Kuppe der beiden ventralen Zellen entsteht. Die dritte Furche des Froscheies scheidet demnach das Material für den kopfwärts gelegenen Theil von dem für den hinteren Theil des Embryo.[1])

[[1]) Diese Abweichung in der Stellung des Embryo zum Ei blos um 90° von der überlieferten Annahme hat sich bei meinen späteren Untersuchungen (Nr. 23) noch als zu gering erwiesen; es wurde nöthig, noch um weitere 80—90° von der früheren Auffassung abzuweichen, wodurch der Embryo wieder wagrecht im Eie zu liegen kommt, aber mit der Medullarfläche nach unten gewendet ist (s. Nr. 16, S. 20). Die Lage des Defectes in der Mitte des Medullarrohres bei Anstich in der Gegend der Urmundanlage erwies sich später (Nr. 22) blos als letztes Postgenerationsstadium nach vorher vorhandener, fast vollkommener Asyntaxie der Medullarwülste (Nr. 23, S. 701).]

Und auch durch Anstich fast an jeder anderen Stelle der Morula und Blastula kann, wie ich später beobachtet habe, bei ausgedehnter Verwundung, resp. durch zu starken Druck auf das Ei und entsprechend grosses Extraovat die Gastrulation gestört, die rechtzeitige Ueberwachsung der weissen Unterseite des Eies gehemmt werden. Indem gleichwohl nach vollkommen aseptischer Operation die Differenzirung fortschreitet und die Medullarwülste gebildet werden (soweit ihr Anlagematerial nicht direct zerstört ist), resultirt in allen diesen scheinbar so verschiedenen Fällen dieselbe Missbildung der mehr oder weniger grossen Asyn-

[**463**] Für die Function der ersten Furche, das Material der beiden Antimeren zu scheiden, glaube ich in dem erwähnten Hemicormus [Hemiembryo] lateralis, welcher beim Anstechen nach der vierten Furche entstand, einen schönen Beweis zu finden; da der vorhandene Defect genau der Grenze der ausgebildeten Antimere folgte. Die Erklärung ergiebt sich daraus, dass zur Zeit der vierten Furche die zuerst entstandene Furche jedenfalls am vollkommensten ausgebildet ist, so dass nach dem Anstechen der einen Eihälfte beim Austreten von Eisubstanz keine schon differenzirte Bildungssubstanz aus der anderen Hälfte mehr nachfliessen konnte, während aus der verletzten Zelle fast das ganze der Furche benachbarte Material austrat.

Ich werde es mir angelegen sein lassen, den Antheil ausgetretener „Kernsubstanz" an der Entstehung der Defecte festzustellen.[1])

Um gleich einen Ueberblick über die ungefähren Folgen der Verletzung des Eies auch in späteren Phasen der Entwickelung zu gewinnen, habe ich noch einige ähnliche Versuche an älteren Embryonen gemacht.

3. Operationen an der Gastrula.

Fünf Gastrulae von Rana fusca mit noch offenem Urmund wurden an dem schwarzen Theile angestochen: Zwei Eier, bei denen nur sehr wenig schwarz und weiss gefärbte Masse ausgetreten war, bilden die Rückenwülste; das eine normal, das andere aber mit einem circumscripten Defect in der schwarzen Schicht des Kopftheiles; beide aber stellten danach die Entwickelung ein. Die drei anderen Eier hatten viel weisse Masse, bestehend aus Zellen, wohl vorwiegend des Dotterlagers, austreten lassen und entwickelten sich nicht weiter. Dasselbe war bei den am Dottertheil selber angestochenen Eiern der Fall.

taxia medullaris. Nachträglich wird diese Störung ausgeglichen; und da diese verspätete Näherung und Verschmelzung von der cephalen und oft auch von der caudalen Seite her rascher erfolgt als in der Mitte, so findet man kurz vor ihrer Beendigung oft ein Loch annähernd in der „Mitte" der Medulla.

[[1]) Dies war das wesentlichste Moment; dasselbe konnte aber beim Froschei wegen der Undurchsichtigkeit desselben nicht durch directe Beobachtung, sondern blos durch complicirte Schlüsse beurtheilt werden (s. Nr. 24).]

Da ohne Verletzung des Dotterlagers beim Anstechen der Gastrula der Substanzaustritt sehr gering und die bisher gemachte Wunde stets sehr klein war, so wurden nun grössere Schnittwunden mit einer Lanzette gemacht, zuerst blos um die Widerstandsfähigkeit zu prüfen; dann, als sich dieselbe genügend gross erwiesen hatte, um die Wirkung der Continuitätstrennung, sowie der bei der Operation oft entstehenden groben passiven Deformation auf die weitere Entwickelung kennen zu lernen.

[**464**] Fünf Gastrulae von Rana fusca, von welchen jede an einer anderen Stelle in geringer Ausdehnung gespalten worden war, haben alle die Rückenfurche gebildet; zwei davon haben sich normal weiter entwickelt und sind erst nach Anlage der Kiemenhöcker aufgehoben worden. Die drei anderen gingen ohne weitere Entwickelung zu Grunde. Von einigen in der Entwickelung schon vor dem Eingriff um einen Tag zurückgebliebenen Gastrulae, welche in gleicher Weise operirt waren, hat nur eine die Rückenfurche angelegt, ist aber danach gleich den anderen abgestorben.

Von den passiven Deformationen, glaubte ich früher vielleicht einen besonderen Einfluss zu gewärtigen zu haben. Denn ich hatte mir vorgestellt, dass das Ei, da es eine bestimmte Form hervorbringt, auch umgekehrt vielleicht dieser bestimmten Form für seine blosse Erhaltung wie für seine Weiterentwickelung benöthige; ich dachte, dass der Embryo vielleicht in den frühesten Phasen ein aus der Lagerung aller Theile zu einander resultirendes, auf geheimnissvolle Weise vermitteltes, „*formales Gesammtleben*“ führe, dessen Alteration an einer Stelle, wenn nicht gleich das Leben ganz aufhebe, so doch gleich die Bildung an allen oder fast allen Stellen, nicht blos innerhalb der unmittelbaren Nachbarschaft, in ganz abweichende Bahnen zu lenken vermöge. Es war also die Vorstellung, dass die embryonale Form der frühesten Stadien nicht blos eine gewordene sei, nicht blos eine Summe, ein geformtes Nebeneinander von im Wesentlichen selbstständigen, d. h. selbsterhaltungs- und selbstdifferenzirungsfähigen Theilen darstelle, welche Summe zufolge der den Theilen innewohnenden Eigenschaften und zufolge der auf dem früheren Stadium erlangten Form einfach mechanisch sich

weiter forme; sondern, dass die Lebensfähigkeit des Embryo aus der Gesammtanordnung aller Theile resultire, und dass daher der Form an sich eine wesentliche functionelle Bedeutung auch für die blos momentane Erhaltung des von dem späteren Leben wesentlich verschiedenen Embryonallebens zukomme; und dass dies bereits in einer Periode der Fall sei, wo die Theile noch nicht zu einzelnen Organen, welche bestimmte, den späteren Functionen vergleichbare Leistungen für das Ganze zu vollziehen haben, differenzirt sind [siehe S. 192 u. Nr. 22 S. 132, Nr. 28 S. 663 u. Nr. 29 S. 609].

Ich bin überzeugt, dass manchem meiner Leser diese Vorstellung [**465**] ebenso mystisch wie von vornherein unwahrscheinlich erscheinen wird. Indess, wenn man vor einem geschlossenen Complex unbekannter Probleme steht, ist es schwer zu sagen, was wahrscheinlich, was unwahrscheinlich ist. Es ist nicht ohne Prüfung von vornherein zurückzuweisen, dass in der Complication der Verhältnisse während der embryonalen Entwickelung, wo wir Leistungen vor sich gehen sehen, die sonst in ähnlicher Weise in der Natur nicht vorkommen und von uns leider auch nicht künstlich nachgemacht werden können, dass da auch besondere Arten von Energien entstehen, für welche ausserhalb dieser Processe und auch selbst in dem späteren „functionellen Leben" des Individuums, ausser bei der Regeneration, keine Gelegenheit mehr gegeben ist; Energien, welche ebenso sehr in ihren Wirkungen von den uns zur Zeit bekannten Arten der Energie verschieden sind, wie es die Electricität von den übrigen Energien ist; und die Electricität ist lange genug unbekannt geblieben, obgleich ihre Erzeugungsbedingungen relativ einfache sind.

Wer nicht blind das, was als höchstes Resultat unserer Untersuchungen erst gewonnen werden muss, in Form der allerdings sehr gebräuchlichen petitio principii als selbstverständlich und keines Beweises bedürftig von vornherein annimmt, der wird sich bei den causalen Untersuchungen der embryonalen Entwickelung immer unsere Eventualität vor Augen zu halten und sich zu fragen haben, ob die von ihm beobachteten Vorgänge sich unter die Leistungen bekannter Kraftformen subsummiren lassen, oder

ob sie zur Annahme *besonderer „Wirkungsweisen"*, wie differenzirender Fernwirkungen u. dergl., und damit zur Annahme besonderer Energien nöthigen.

Da es uns überhaupt nicht um Wahrscheinlichkeit, sondern um dereinstige Gewissheit zu thun ist, ist es gut, das Gebiet der Möglichkeiten möglichst in Gedanken zu erschöpfen, um so die Augen für alle eventuellen Vorkommnisse zu öffnen. Denn bekanntlich ist es mit dem Sehen wie mit dem Hören: Es nimmt auch mit den Augen jeder blos das wahr, was er versteht und wie er es versteht.

Wir werden aber erkennen, dass wir weder auf Grund der Lehre von den Missbildungen, noch auf Grund der von uns angestellten Experimente obige Vorstellung schon jetzt als durchaus irrthümlich zurückweisen können; wenngleich ich hoffe, dass [**466**] es durch die weiteren Untersuchungen mehr und mehr geschehen wird. In der „Einschränkung" dieser Möglichkeit [des Bestehens eines „formalen" Lebens des Embryo und des Antheiles entsprechender, besonderer, im anorganischen Geschehen nicht vorkommender Energien an der individuellen Entwickelung] liegt für mich der eigentliche Werth der in diesem Beitrage bisher mitgetheilten und noch mitzutheilenden Versuche. Denn damit wird unserer Erforschung des Lebens ein immer weiteres Feld eröffnet; und blos aus diesem Grunde schienen sie mir schon jetzt der Veröffentlichung werth, obgleich sie an sicheren speciellen Ergebnissen, welchen sich wohl vorzugsweise das Interesse der Mehrzahl der gegenwärtigen Leser zuwenden wird, nur erst wenig bieten.

Schon bei den blosen Anstechversuchen während der Furchung war die Prüfung dieser Eventualität mit ins Auge gefasst; denn das Eindringen mit der Nadel und der Austritt von Substanz musste die Anordnung der zurückbleibenden Theile erheblich stören. Nachdem durch diese Versuche erkannt war, dass in dem Stadium der „Furchung" eine solche Störung der Ordnung keine Alteration der allgemeinen Entwickelung hervorzubringen vermag [besser gefasst: dass die hervorgebrachten Störungen der Anordnung der Theile des Eies die Entwickelung desselben nicht noth-

wendig aufhoben und auch nicht in ganz neue Bahnen zu lenken vermochten], sollte dasselbe nun auch geprüft werden, nachdem zum ersten Male eine specifische Macrostructur ausgebildet war und damit die besonderen gestaltenden Kräfte des Eies ihre formenschaffende Thätigkeit in erkennbarer Weise begonnen hatten. Da Versuche mit blosser *Deformation* des noch innerhalb der Gallerthülle befindlichen Embryo nicht recht gelangen, so musste die Deformation durch ausgedehnte Spaltung hervorgebracht werden, wobei aber die Wirkung der Trennung und der mit ihr eventuell verbundenen Entspannung die Deutung der Resultate erschweren konnten (siehe auch S. 204).

Ich brachte daher 17 Gastrulae (Nr. 160) von Rana esculenta je einen grossen, mehr als einen halben Eiumfang betragenden Schnitt bei, wobei passive Deformationen entstanden, die in vielen Fällen nicht sogleich durch die Elasticität der übrig bleibenden Substanzbrücke wieder ausgeglichen wurden. In drei Fällen wurde die Gegend der künftigen Rückenfurche quer durchschnitten, einmal mehr oral, dann in der Mitte, beim letzten mehr aboral; alle drei Eier bildeten die Medullarfurche und die dieselbe begrenzenden Rückenwülste mit fast vollkommen normaler Gestalt; und die Rückenwülste waren bis dicht an die Wundränder heran entwickelt. Sogar das beim [**467**] letzten Eie fast ganz abgetrennt gewesene niedrige Stück des hintersten Körperendes hat seine Rückenwülste gebildet und dieselben schon bis zur Berührung genähert; es ist durch eine dicke Lage weisser Zellen mit dem vorderen Stücke vereinigt resp. noch von ihm getrennt, während bei den beiden anderen Embryonen die Coaptation eine noch vollkommenere ist. Dreimal stand der Schnitt schräg zur Medullarfurche; gleichwohl sind wiederum die Rückenwülste bis zur Wunde ausgebildet, aber die Medullarfurche etwas verzogen, bei einem Embryo durch radiäre strahlige Narbencontraction in höherem Maasse.

Ein Embryo hat eine normale Medullarfurche gebildet, obgleich ihm von hinten her in frontaler Richtung der halbe Leib durchspalten ist; sogar schon die Haftnapfanlage ist vorn

erkennbar. Ein anderer Embryo hat blos den linken Rückenwulst und vorn und hinten einen sehr kleinen Theil des rechten; die Gegend des übrigen Theiles rechterseits ist durch einen grossen, weit klaffenden schrägen Spalt eingenommen, welcher auch noch ein wenig in die mediale Seite des linken Rückenwulstes sich fortsetzt, der trotzdem aber an der betreffenden Stelle sich aussen mit fast normaler Form vom Leibe abhebt.

Ein anderer Embryo mit vollkommener Rückenfurche ist quer am ganzen Leib gespalten bis beiderseits zu den wohlgebildeten Rückenwülsten; die Wunde ist auf der einen Seite des Leibes noch offen; auf der andern Seite ist das Pigment dicht auf einer verschrumpften Stelle um die fast geschlossene Wunde angesammelt; der ganze Embryo ist kugelig statt länglich.

Fünf Gastrulae haben sich um die grosse noch weit geöffnete und durch weisse Zellen ausgefüllte Wunde zusammen gewölbt, ohne Anlage von Medullarfurchen erkennen zu lassen; einmal unter strahliger Narbenbildung. Ein Ei hat etwas wie eine verzerrte Medullarfurche gebildet, ein anderes war zweimal quer zur künftigen Rückenfurche fast rings herum durchschnitten und lässt gleichwohl einen schwachen aber nicht recht gelungenen Versuch zur Bildung von Rückenwülsten erkennen.

Diese Eier zeigten am Tage nach der Operation in der Umgebung der Wunde bereits Anfänge von Framboisia minor, weshalb sie alle [**468**] conservirt wurden; erst nach Entfernung der Gallerthülle wurde erkannt, dass zwei der ersterwähnten Embryonen mit normaler Rückenfurche, noch vollkommen glatte Oberfläche besassen. Aber warum waren die anderen abgestorben, da doch eine Infection nicht erfolgt war?

Das letzte Ei endlich zeigt allein eine Bildung, welche vielleicht auf Lenkung fast der Gesammtheit der bildenden Kräfte in andere Bahnen gedeutet werden könnte. Der Urmund ist noch weit offen und normal gerundet; aber der übrige Theil der Gastrula zeigt eine reiche Anzahl verschieden gerichteter und durch tiefe Einziehungen geschiedener Wulstbildungen, von denen mehrere paarweise einander parallel sind, sodass sich nicht ein Paar bestimmt als Rückenwülste

erkennen lässt. Die Verwundungsstelle ist nicht mit Sicherheit auffindbar; das Ei ist im Ganzen klein und es liegt die Vermuthung nahe, dass sehr viel Dottermaterial ausgetreten ist und in Folge dieser Verkleinerung des Inhaltes die Oberfläche sich gefaltet hat. Doch ist das ganze Gebilde zugleich so in der Richtung vom Urmund aus verlängert und gebogen, und die Wülste sind so dick und prominent, dass ich sie nach dem, was ich sonst an zugleich mit grossen Verletzungen von Gastrulae entstehenden passiven Faltenbildungen gesehen habe, nicht rein als solche aufzufassen wage. Ich glaube vielmehr, dass dieser mechanischen Tendenz zur Wulstbildung noch durch vitale Vorgänge Vorschub geleistet worden ist. Nachstehend (Nr. 18, S. 521) werden Beobachtungen mitgetheilt werden, welche die Art dieser Unterstützung mechanischer Bildungstendenzen genauer charakterisiren. Nicht aber glaube ich, dass dieses eine, allen anderen isolirt gegenüberstehende Vorkommniss uns zwingt, dasselbe im Sinne der oben ausgesprochenen Eventualität aufzufassen und anzunehmen, dass durch die locale Störung der Gastrula ein formales Gesammtleben derselben in neue, aber in sich selbstständige, nicht von blos mechanischen Umformungstendenzen abgängige Bahnen gelenkt worden sei.

Vielmehr glaube ich, dass das Verhalten der 16 anderen Embryonen, insbesondere der ersten 8 Embryonen, eher für eine entgegengesetzte Auffassung [für Selbstdifferenzirung der Medullarwülste und von Stücken derselben aus den entsprechenden Theilen der Gastrula] spricht und sich damit an die Folgerungen anschliesst, welche man aus einigen bekannten Missbildungen zu [**469**] ziehen sich geneigt fühlt, besonders aus dem Schistosoma reflexum, in welchem trotz der Umstülpung der ganzen Leibeswandungen nach hinten, alle Theile angelegt sind und in ihrer Formabweichung sich einfach aus der, selber auf eine einheitliche Ursache zurückführbaren, Gesammtdeformation ableiten lassen [s. Nr. 29 S. 609, Nr. 28 S. 663]. Danach würde die normale Entwickelung der Gastrula weniger an ein System bestimmter Richtungen in der Lagerung „entfernter“ Theile zu einander, sondern an die Continuität und Lagerung

nächst „benachbarter" Theile gebunden sein. Die weiteren Versuche werden sogar darauf hindeuten, dass auch nach Aufhebung dieser letzteren Bedingungen noch eine gewisse Weiterentwickelung möglich ist, dass also ein gewisses „Selbstdifferenzirungsvermögen" der Theile der Gastrula eine Strecke weit besteht. Aber wir werden auch noch manchem Embryo begegnen, dessen abnorme Gestalt gegenwärtig nicht mit Sicherheit blos auf die mechanisch vermittelten Folgen der Verletzung zurückführbar ist.

Bei mehreren Gastrulae von Rana fusca wurde neben dem noch offenen Urmund, concentrisch mit demselben die Gegend der künftigen Medullarwülste quer durchschnitten, um die eventuelle Alteration in der Bildung dieser und in der Ausbildung der Chorda und des mittleren Keimblattes zu studiren. Aber die Entwicklung wurde an den wenigen bis jetzt in dieser Weise operirten Eiern zu früh gehemmt, um nach diesen Richtungen hin Beobachtungen zu gestatten. Eine Gastrula aber scheint den Urmund noch etwas verengt zu haben; die andere bildete einen schneppenförmigen Ansatz als Anlage der Medullarwülste.[1]) Tags darauf [**470**] befanden sich alle Eier im Zustande der Framboisia minor; und der Urmund war durch Anfüllung seiner Grenzfurche mit schwarzen Zellen ausgeglichen.

Um zu erkennen, ob fast ganz von ihrer normalen Umgebung losgelöste Theile sich noch weiter differenziren können, wurden an sieben Gastrulae mit geschlossenem Urmund grosse Zungenlappen von etwa einem Drittel einer halben Eioberfläche ausgeschnitten. Vier der Eier entwickelten sich weiter, und bildeten die Rückenwülste. Ein Embryo zeigte anderen Tages nur noch in der Mitte der Medullarfurche ein tiefes, in seinem Grunde durch

[1]) Es waren Ranae fuscae aus Königsberg, welche ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. LANGENDORFF verdanke. Diese begannen alle die Anlage des Medullarrohres gleich denen des Canton Wallis (s. Nr. 16, S. 20 und Nr. 22. S. 128) nach dem von den Fischen her überkommenen phylogenetisch älteren Typus am Urmund selber; während die Ranae fuscae der hiesigen Gegend [Breslau], wie nach O. HERTWIG auch die der Umgebung von Jena, zuerst den queren Gehirnwulst mit den vorderen Enden der Medullarwülste an ungefähr der bleibenden Stelle desselben bilden.

weisse Substanz verschlossenes Loch, welches enger wurde, während sich der vordere Theil des Medullarrohres schloss. Ein anderer Embryo zeigte anderen Tages nur noch einen schmalen noch klaffenden Spalt in der Medullarfurche, und das Medullarrohr schloss sich weiterhin vollkommen und nichts Abnormes war bemerkbar. Von einem dritten Embryo ist nur notirt, dass er ein Anhängsel im Gesichtstheil gehabt hat. Die Bildung der Rückenfurche war also über Nacht auch im Bereiche der Zungenlappen vor sich gegangen; aber die zu rasche Wiedervereinigung mit der Nachbarschaft lässt bezüglich der Selbstdifferenzirung noch keinen sicheren Schluss zu.

Ausserdem wurde an drei Gastrulae von Rana esculenta noch die nach meiner Regel über die Bedeutung der ersten Furche im Voraus bestimmte Stelle der künftigen Medullarfurche der Länge nach gespalten, um den Effect dieses Eingriffes kennen zu lernen, insbesondere um die Behauptungen AHLFELD's und L. GERLACH's zu prüfen, dass die Doppelbildungen erst zur Zeit der Anlage der Rückenfurche durch eine die weitere Bildung trennende Ursache entstehen könnten.

Die erste so behandelte Gastrula (Nr. 127), an welcher blos der mittlere Theil der Länge der künftigen Medullarfurche aufgeschlitzt war, wurde schon 12 Stunden nach der Operation aus der Gallerthülle genommen, weil sie hinter den anderen zurückgeblieben zu sein schien. Sie zeigte sich gleichwohl bei der unverhüllten Ansicht erheblich weiter entwickelt. Der vordere Theil des linken Medullarwulstes und der quere Gehirnwulst sind angelegt aber etwas deform; [**471**] weiter aboral findet sich statt der Medullarfurche ein dunkelbrauner Ring um eine helle Stelle, innerhalb deren ein schmaler Schlitz in der hellbraunen Oberflächenschicht sichtbar ist. Der Embryo ist ventral stark aufgebläht, der Urmund geschlossen.

(Nr. 126.) Die gleiche Operation. Embryo andern Tages etwas weiter entwickelt, deformirt, schwer zu deuten. Ein grosser rhombischer Schlitz, durch welchen weisse Masse zu Tage tritt, nimmt fast die halbe Oberfläche ein; neben ihm auf einer Seite ein

dunkelbrauner Wulst. Das Pigment ist deutlich intracellular, nicht intercellular gelagert. An der anderen Seite des Embryo ein grosser brauner Fleck im Zustande der Framboisia minor.

(Nr. 182.) Die Gegend der künftigen Rückenfurche längs aufgeschlitzt. Der Embryo ist andern Tages noch aufgeplatzt, aber weiter entwickelt mit Medullarwülsten und Haftnäpfen; die Hirnwülste sind jedoch noch nicht vollkommen zum Abschluss vereinigt; 6 Tage alt aufgehoben. Kopf normal entwickelt. Dorsal findet sich in der aboralen Hälfte eine Spaltung des Thieres, und jede Hälfte besitzt gegen den Spalt hin einen dicken braunen Wulst anscheinend von der Gestalt eines geschlossenen Medullarrohres, von welchem aus dann noch eine neu gebildete braune Schicht sich etwas über den Spalt weg gegen die andere Seite hin erstreckt, ohne dass jedoch in der Mitte des Spaltes diese beiderseitigen Massen sich erreichen. Jede Hälfte hat ausserdem einen besonderen, geknickten und mit einem Ephitelsaum versehenen Schwanz; so dass sich der ganze Embryo anscheinend in der Form einer Duplicitas posterior darstellt. Die Querschnitte zeigen aber, dass die Längswülste nicht durch je ein geschlossenes Medullarrohr gebildet werden, sondern dass der linke aus Urwirbelmassen, der rechte aus indifferentem Gewebe besteht. Links ist ausserdem die Chorda unter der Mitte der Urwirbelmasse gelagert; und letztere erscheint annähernd symmetrisch gegen die Chorda gruppirt. Medial von der Chorda liegt die nicht geschlossene linke Hälfte des Medullarrohres, während die rechte Hälfte in gleicher Beschaffenheit rechts in der Tiefe neben der rechten Urwirbelmasse sich findet. Es war also nicht zu erkennen, ob etwa jede von ihrem Gegenpart getrennte Antimere sich durch Regeneration eine neue Antimere zu schaffen im Begriffe war; nur die symmetrische Umgruppirung der linken [**472**] Urwirbelmasse um die in toto links befindliche Chorda konnte Derartiges andeuten. Embryonen, welche länger am Leben geblieben sind und bei denen auch die Chorda halbirt ist, werden über diese Eventualität Auskunft geben.

4. Operationen an Embryonen nach Ausbildung der Medullarwülste.

(Nr. 156.) Die Rückenfurche liegt auf der Unterseite, da sie sich in Zwangslage entwickeln musste und daher sich nicht durch Drehung des Eies nach oben wenden konnte. Durch Andrängen mit stumpfer Gewalt ist die ventrale Vereinigung der Medullarwülste in der oralen Hälfte der Länge nach aufgesprengt worden. Embryo weiter entwickelt. Resultat: Schwanz einfach, normal; Lordose im Bereich des Rumpfes. Kopf im Bereiche des Gehirntheiles deutlich getheilt, Gesicht einfach mit zwei normalen Haftnäpfen. Hydrops der vorderen Halsgegend.

(Nr. 176.) Medianebene längs der Rückenfurche von hinten her gespalten. Embryo von 6 Tagen, vollkommen normal mit langem ungetheiltem Schwanz.

(Nr. 171.) Rückenwülste durch stumpfe Gewalt quer gespalten. Embryo von 6 Tagen im Ganzen normal, nur eine Knickung des allenthalben geschlossenen Medullarrohres hinter dem Halstheil, und eine circumscripte stark prominirende Geschwulst links und dorsal an der Knickungsstelle. Ist es Geschwulstbildung aus abgesprengten Theilen des Medullarrohres?

(Nr. 0). Rückenwülste sofort nach dem Auftreten derselben quer durchschnitten. Embryo von 5 Tagen, vollkommen normal entwickelt; Kopf wohlgegliedert mit Haftnäpfen und Kiemenansätzen, Schwanz normal; nur aboral vom Halsmark links eine quere Narbe am geschlossenen Medullarrohr erkennbar.

Operationen auf der ventralen Seite des Embryo nach Anlage der Rückenwülste:

(Nr. 177.) Auf der Mitte des Bauches einen Längsschlitz gemacht. Embryo schon andern Tages vollkommen normal, keine Wunde und Narbe sichtbar, Heilung also per primam intentionem diesmal wohl im wahren Sinne durch unmittelbare Verklebung oder Ausfüllung der dabei gebliebenen minimalen Spalten [**473**] durch Wa|nderung und Theilung der Nachbarzellen. Embryo 6 Tage alt, ebenfalls noch normal weiter entwickelt, aufgehoben.

(Nr. 179.) Mitten auf der ventralen Seite ein Loch gemacht. Embryo von 6 Tagen, vollkommen normal.

(Nr. 181.) Links hinten ventral ein Loch gemacht. Embryo 6 Tage alt, normal.

(Nr. 178.) Mitten auf der Bauchseite (oberen Seite des Eies in Zwangslage) ein grosses mehrfach geschlitztes Loch gemacht. Anderen Tages ist das Loch braun umgeben, wie sich auch sonst oft um eine Verletzungsstelle in noch späteren Stadien innerhalb kurzer Zeit, in einer halben Stunde schon (s. oben S. 150) das Pigment anhäuft. Der 6 Tage alte Embryo ist vollkommen normal und lässt keine besondere Pigmentirung oder Narbe am Bauche mehr erkennen.

(Nr. 170.) Vor dem Gehirnwulst angestochen. Embryo von 6 Tagen, Kopf normal, Hinterleib und Schwanz verschrumpft in Framboisia major, also im Absterben.

Also nach Operationen am Bauche sind zunächst keine formalen Störungen der weiteren Entwickelung bemerkbar geworden.

(Nr. 159.) Neun Embryonen von Rana esculenta mit eben aufgetretener Medullarfurche fast total quer durchschnitten, so dass bei den meisten nur noch eine ganz schmale Brücke die vordere und hintere Körperhälfte zusammenhält. Anderen Tages alle conservirt. Ein Embryo mit noch etwas breiterer ventral gelegener Brücke hat sich normal weiter entwickelt; das Medullarrohr ist vorn und hinten geschlossen und der Kopf normal ausgestaltet, obgleich die Mitte des Rückenmarkes durch eine grosse mit weisser Masse erfüllte quere Wunde gespalten ist. Bei den anderen Embryonen ist die äussere Leibeswandung fast ringsherum gespalten, die Vereinigung nur durch weisses Material hergestellt; gleichwohl aber zeigt sich lebendige Reaction durch Bildung eines Epithelsaumes an den Wundrändern; ein solcher Saum findet sich sogar an zwei Embryonen mit vollständig getrennten Körperhälften. Aber keiner dieser sieben Embryonen hat sich weiter entwickelt; warum? Bei einigen ist in der Umgebung der Wunde anderen Tages leichte Framboisia minor wahrnehmbar.

[**474**] Weiterhin wurden Verletzungen in der Gegend des

künftigen Gesichtes, ventral von dem queren Gehirnwulste vorgenommen:

(Nr. 157.) Längs der Mittellinie die ventrale Seite bis zum Gehirnwulst aufgeschlitzt. Embryo von 5 Tagen, dorsal normal, dagegen Gesichtstheil verkümmert. Hals und vordere Rumpfgegend aufgebläht, in der Mittellinie offen und ein dunkelbrauner Körper hängt aus der (ursprünglich hydropischen?) Höhlung heraus.

(Nr. 155.) Ventral in der Medianebene gegen den Gehirnwulst hin gespalten. Embryo von 5 Tagen, an Schwanz und Rumpf zu klein, in der Mitte durch eine tiefe braune Furche geschieden in zwei Theile, von denen jeder einen Haftnapf trägt. Rechts am Halse eine grosse braune Geschwulst.

(Nr. 158.) In der gleichen Art operirt mit ähnlichem nachfolgendem Effect; nur fehlt die Spalte in dem viel zu kleinen Gesichtstheil, und vorn am Brusttheil befindet sich ein grosser dunkelbrauner erhabener Narbenstreifen. Hinterleib und Schwanz mit vielen kleinen Excrescenzen: Framboisia major.

(Nr. 150.) Den Gehirnwulst selber gespalten. Embryo von 6 Tagen, entwickelt. Vorderhirnblasen getheilt, durch eine Furche geschieden und zu klein, Gesichtstheil scheitelwärts von den Haftnäpfen nicht vorhanden. Hydrops der Halsgegend. Entwicklung von Rumpf und Schwanz normal.

(Nr. 180.) Angeblich gleichfalls den Gehirnwulst gespalten. Embryo von 6 Tagen, mit normal gestaltetem Kopfe, nur rechts zwischen dem Haftnapfe und den Kiemen ein runder weisser Defect.

(Nr. 128.) Den Gehirnwulst gespalten. Anderen Tages schon das Medullarrohr geschlossen und Kopf normal, blos vorn etwas niedrig.

(Nr. 175.) Die linke Ecke des queren Gehirnwulstes zerquetscht. Anderen Tages schon von normalem Aussehen und weiter entwickelt. Embryo von 6 Tagen vollkommen normal.

(Nr. 129.) Linke Ecke des Gehirnwulstes zerschlitzt. Embryo von 5 Tagen, entwickelt, Kopf im Einzelnen normal gestaltet, aber asymmetrisch, so dass der linke Haftnapf vielmehr scheitelwärts steht.

5. Operationen an Froschembryonen nach Schluss des Medullarrohres und nach Anlage des Schwanzes und der Haftnäpfe.

[**475**] (Nr. 152.) Kopf von vorn her durch die Haftnäpfe hindurch gegen den Nacken hin durch stumpfen Druck aufgeplatzt. Bei der Besichtigung nach drei Stunden schon ein brauner Hof um die Wunde wahrnehmbar, deren Oeffnung sich bereits durch Näherung der Wundränder erheblich verkleinert hat. Anderen Tages blos noch eine feine Furche beiderseits am Kopfe sichtbar, aber der Kopf erheblich zu klein; Schwanz im Zustande der Fromboisia major.

(Nr. 154.) Kopf von vorn schräg gegen den Nacken hin gespalten. Anderen Tages der Gesichtstheil klaffend gespalten, aber die Wundränder schon braun überhäutet und nur in der Tiefe noch einen weissen aber dunkelbraun umgebenen Fleck zeigend.

(Nr. 172.) Die gleiche Operation mit gleichem Effect. Nach zwei Tagen Embryo an Rumpf und Schwanz schön weiter entwickelt. Kofwunde auch in ihrem Grunde überhäutet, aber noch weit klaffend. Kiemenanlagen indess nicht wahrnehmbar.

(Nr. 163.) Den Nacken des Embryo gespalten. Nach zwei Tagen nichts Abnormes am Kopfe wahrnehmbar, aber an Rumpf und Schwanz Andeutungen von Framboisia.

(Nr. 174.) Die vorderste Kuppe des Kopfes quer zur Längsaxe des Thieres abgeschnitten. Nach zwei Tagen die Querschnittfläche des Medullarrohres durch eine dunkelbraune Lage quer verschlossen, desgleichen der Querschnitt des Gesichtstheiles, und beide durch eine frontale Furche von einander getrennt. Das ganz abgeschnittene Stück im Zustande der Framboisia major et minor; die Schnittfläche nicht überhäutet, die Zellen derselben gleichfalls kugelrund.

(Nr. 149.) Das Hintertheil des Embryo gequetscht bis zum Rest des Urmundes. Nach drei Stunden ist ein brauner Hof um die Wunde sichtbar. Anderen Tages Schwanzanlage ungetheilt vorhanden, rechts hinten am Rumpfe eine grosse klaffende Wunde mit zerfetzten Rändern, kein Heilungsbestreben erkennbar; Hinterleib im Zustand geringer Framboisia major et minor.

Folgerungen aus den Reactionen der operirten Gastrulae und Embryonen.

Wenn wir die bei den Operationeu an der Gastrula und an nächstfolgenden Phasen der Entwickelung erhaltenen Resultate im Allgemeinen zusammenfassen, so ergiebt sich, dass die Sub- [**476**] stanzaustritte sehr gering waren, sofern nicht direct das Dotterzellenlager verletzt worden war. Dem entsprechend entstanden auch keine Bildungsdefecte mehr im Ectoderm, sondern die scheinbaren Defecte sind als die klaffenden Wunden selber aufzufassen. Fand gute Coaptation der Wundränder statt, so heilte die Verletzung per primam intentionem; fehlte die Coaptation, so wurde die Wunde allmählich von der Oberflächenschicht überwuchert und eine Narbe kennzeichnete noch längere Zeit die Verletzungsstelle.

In keinem Falle war bemerkbar, dass die blossliegende weisse Schicht von sich aus ein neues Ectoderm gebildet hätte, wie dies auch selbst bei den Bildungsdefecten der während der Furchung angestochenen Eier nicht der Fall war; ein interessanter Hinweis auf Waldeyer's Annahme, dass schon mit der Bildung der Keimblätter die Materialien functionell geschieden sind[1]).

Die Folgen für die weitere Entwickelung des Embryo waren verschiedene: ein Theil der Embryonen starb bald nach der Verletzung, auch wenn anscheinend keine Infection eingetreten war, ab. Es war nicht zu entscheiden, ob der Tod die Folge der Zusammenhangstrennung der Theile an sich oder vielleicht durch den Mangel epithelialen Schutzes, unter Eindringen von Fruchtwasser in den Embryo bedingt war. Sofern aber der Embryo durch weitergehende Reaction an der Wundstelle ein längeres Ueberleben bekundete, blieb auch die weitere Entwickelung nicht aus. Diese weitere Entwicke-

[1]) Diese Frage wurde später von D. Barfurth eingehend, mit der ihm eigenen Sorgfalt und Gründlichkeit behandelt (Experimentelle Untersuchung über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien (Merkel-Bonnet's anatom. Hefte 1893, S. 311—354), mit dem Ergebniss, dass sich bei der Regeneration keines der Keimblätter in ein anderes umwandelt. „Die Keimblätter sind in Bezug auf Regeneration und Postgeneration specificirt; dasselbe gilt von grösseren isolirten Komplexen des Ectoderms und Entoderms, resp. des Dotterlagers.“

lung fand selbst bei sehr ausgedehnten Spaltungen der Gastrula oder des Embryo statt, und bildete entweder normale Formen selbst bis dicht an die Wundränder aus, oder es entstanden Formenalterationen, welche aber meist nicht mehr von der Norm abwichen, als unmittelbar aus der mit der Verletzung verbundenen passiven Deformation sich ableiten liess. Nur in wenigen Fällen entstanden allgemeinere Verbildungen, welche man vielleicht auf eine Störung allgemeinerer Bildungscorrelationen beziehen könnte (s. S. 187 und 192).

Einige Male traten in unmittelbarer Umgebung oder auch entfernter von derselben grössere, wohlumgrenzte Geschwulstbildungen auf. Ob sie durch passiv beim Eingriffe dislocirtes Material bedingt waren, wird vielleicht die mikroskopische Untersuchung derjenigen Fälle ergeben, wo sie neben dem Medullarrohr ge- [**477**] legen sind, und die Operation die Anlagestelle dieses Organes getroffen hatte.

Specielle Schlüsse über unsere fundamentale Alternative: Selbstdifferenzirung vieler einzelner Theile des Eies und des Embryo, oder durch differenzirende Correlation naher und entfernter Theile unter einander sind auch nach diesen Versuchen nur in sehr eingeschränktem Maasse möglich, da unsere Versuche noch zu unvollständig sind und die Frage nach dem Antheil der Regeneration noch nicht gelöst ist. Indess bekundet das Verhalten, [dass die Störungen, welche in einigen Fällen durch die Operationen in der Entwickelung entstanden waren, auf die Operationsstelle beschränkt sich zeigten, bei normaler Entwickelung des übrigen Körpers, und] dass in vielen Fällen die Differenzirung der von einander getrennten Theile der Medullarwülste bis dicht an die Wundstelle heran stattfand, immerhin eine erhebliche Unabhängigkeit der Entwickelung der bezüglichen Theile von dem Zusammenhang mit ihrer Nachbarschaft.

[Zugleich ergab sich, dass Störungen der ventralen Theile der Gastrula und des Embryo die Entwickelung der dorsalen Hälfte, insbesondere des Medullarrohres, nicht nothwendig beeinträchtigen (s. auch S. 185 Anm.)].

Es wird nöthig sein, zunächst möglichst vielseitige Erfahrungen an diesem unserem besonders günstigen Versuchsobject, an dem Froschei, zu sammeln, um eine vollkommene Uebersicht über seine Leistungsfähigkeit zu gewinnen und danach Schlüsse ziehen zu können, welche zunächst zwar nur für dieses Ei, aber für dieses auch unzweifelhaft Geltung haben. Der Vergleich mit dem Verhalten anderer Eier, z. B. von Thieren, welche eine höhere Regenerationsfähigkeit besitzen, wie z. B. des Triton oder der Kröte [oder niederer Thiere: Seeigel, Medusen etc.], wird uns dann zu richtigen Verallgemeinerungen dieser zunächst blos an einer Species gemachten Beobachtungen führen.

III. Antheil der „Selbstdifferenzirung" und „differenzirender Correlationen" an der embryonalen Entwickelung.

Für beide Glieder unserer Alternative, für „Selbstdifferenzirung" und für „differenzirende Wechselwirkungen" von Theilen des Eies liegt bereits ein werthvolles anderweites Beobachtungsmaterial nebst einigen theoretischen Vorarbeiten vor. Wir wollen auf Grund dieser beiderlei Vorarbeiten zunächst einen vorläufigen Ueberblick über den Antheil beider Principien zu gewinnen suchen und werden dabei noch einige neue Beobachtungen hinzufügen.

A. Selbstdifferenzirung von Theilen des Eies.

Zunächst sind für die „Selbstdifferenzirungsfähigkeit von Theilen" des Eies und Embryos eine Anzahl Beobachtungen mitzutheilen, welche damit zugleich auch für den Mangel einer die normale Gestaltung „beherrschenden" und „alle" Störungen ausgleichenden [**478**] „Selbstregulation" sprechen und erkennen lassen, dass nicht jede frühere Entwickelungsphase „in ihrer Gesammtheit" die nothwendige Vorbedingung des Eintrittes „einzelner Theile" der folgenden Phase ist. Letzteres stellt eine für die Auffassung der Entwickelung nicht unwesentliche Beschränkung der bedeutungsvollen Erkenntniss von Bergmann und

LEUCKART[1]) und von HIS[2]) dar, dass jeder einzelne Entwickelungsmoment die nothwendige Folge des vorausgehenden und die Bedingung des folgenden ist.

In diesem Sinne sind einmal die zahlreichen „Anachronismen“ vom ersten Beginne der Entwickelung an und während des ganzen Verlaufes der Entwickelung hindurch zu verwerthen.

Der Anfang beginnt häufig schon so heterochron, wie ich im vorigen Jahre angedeutet und in diesem Jahre vielfach bestätigt gefunden habe, dass die durch ihre Beziehungen zu dem weiteren Verlauf der Entwickelung wohl charakterisirte, normale erste Furche erst als zweite auftritt, ohne dass dadurch die Entwickelung selber gestört wird. Weiterhin sind während der ganzen Furchung zeitliche Verwechselungen ausserordentlich häufig; sie bedingen vorzugsweise die grossen Unregelmässigkeiten des Furchungsbildes, welche von anderer Seite für „besondere Furchungstypen“ gehalten worden sind[3]). Sehr häufig ist ferner, wie erwähnt, das Nichtgeschlossensein des Urmundes zur Zeit des Auftretens der Rückenwülste (s. S. 160 u. 166, Anm.) und das theilweise Andauern dieses Zustandes noch bis zur Zeit des Schlusses des Medullarrohres und der Anlage der Kiemenhöcker und der Haftnäpfe. Diese letzteren Bildungen können an der vorderen Körperhälfte anscheinend vollkommen normal vor sich gehen, obgleich die hintere Körperhälfte durch das weite Offenstehen des Urmundes eine ganz abnorme Gestalt besitzt. Ferner wurden an einer misslungenen Kopfanlage ohne Gehirnblasen die Haftnäpfe angelegt. Noch auffallender ist, dass, wie ich einige Male sah (vgl. S. 161), auch beim gänzlichen Ausbleiben der Medullarwülste, doch allmählich die Gastrula ihre runde Gestalt zu jener Birnform umänderte, welche

1) BERGMANN und LEUCKERT, Vergleichende Anatomie und Physiologie des Thierreiches 1851.

2) W. HIS, Unsere Körperform. 1874.

[3) Daneben ist die Mannigfaltigkeit der Furchungsbilder besonders durch Variationen in der relativen Grösse der Furchungszellen bedingt. Die ungleiche Grösse der Zellen veranlasst auch die Verschiedenheiten der normalen Furchungstypen, z. B. die von Rana fusca und esculenta. Siehe W. ROUX in Arch. für Entwickelungsmechanik. Bd. II.

sonst erst mit der Anlage und Ausbildung des Medullarrohres zu ent- [**479**] stehen pflegt. Ferner gehört hierher der gleichfalls bereits erwähnte Acephalus nach dem Anstechen des in der dritten Furchung begriffenen Eies, da der übrige Körper normal gestaltet war, die Hemiembryones laterales dexter und sinister (S. 174) und anterior (S. 161), sowie überhaupt die vorstehend mitgetheilte Thatsache, dass auf circumscripte Defecte am sich furchenden Eie nur circumscripte Defecte am Embryo zu folgen brauchen, bei normaler Gestaltung der nicht von dem Defecte betroffenen Gegenden des Embryo.

[Diese Arten des Verhaltens bekunden, dass die normal weiter entwickelten Theile nicht der fehlenden Theile und nicht der normalen entsprechenden Entwickelungsstufe der zurückgebliebenen Theile zu ihrer Entwickelung bedürfen, also in entsprechendem Maasse selbstständig, unabhängig von diesen sich zu entwickeln vermögen.]

Diese Beweise „unvollkommener Selbstregulation und Regeneration" des Froschembryo und zugleich „selbstständiger Differenzirung einzelner Theile" desselben werden in ihrer Bedeutung verstärkt durch eine grosse Zahl von Missbildungen, welche an höheren, zum Theil auch an gleichstehenden und niederen Wirbelthieren beobachtet worden sind. So finden sich bei den gröbsten Deformationen, z. B. beim Aufgeplatzt- oder Offengebliebensein des Medullarrohres, ebenso des Leibes mit Umkehrung von Brust, Bauch und Becken nach rückwärts (Schistosoma reflexum), ferner bei hochgradigen Ansammlungen von Flüssigkeit in den Körper- oder Organhöhlungen: die nicht direct von der Ursache zerstörten Organanlagen wohl differenzirt und nicht mehr in ihrer Ausbildung gehemmt und nicht mehr deformirt, als sich von der „mechanischen" Gesammtdeformation der ganzen Gegend ableiten lässt; so dass also die embryonalen Organe in ihnen angezwungenen Formen sich „entwickeln" können, wenn sie nur Raum und Nahrung und Schutz vor äusseren Schädlichkeiten haben (s. S. 187).

Ferner können bei Erfüllung dieser letzteren drei Bedingungen viele später unentbehrliche Theile des Embryo fehlen, ohne

dass dadurch die Weiterentwickelung des übrigen Theiles aufgehoben oder auch nur in hohem Maasse alterirt wird. Es kann das Gehirn oder der ganze Kopf fehlen bei übrigens ziemlich normalem Rumpf (*Acephalus*), der Rumpf fehlt bei entsprechender Bildung des Kopfes (*Acormus*), ebenso die Augen (*Anophthalmie*) bei Vorhandensein ihrer äusseren Schutzapparate, es fehlt die ganze äussere Leibesgliederung (*Amorphus*) bei blosser Existenz einzelner innerer Organe, oder auch diese sind blos stückweise vorhanden, schliesslich fehlt jede Sonderung einzelner Organe bei blosser Ausbildung der Gewebe. PANUM[1]) hat in Bezug auf diesen Gesichts-
[**480**] punct ein reiches Material gesammelt und daraus den Schluss abgeleitet, dass „*die in Rede stehenden Gebilde dem Begriffe eines Organismus nicht entsprechen*"; da ihre Theile nicht den Zwecken des Ganzen dienen und das Ganze keinen Selbstzweck hat; dieselben sind nach ihm vielmehr als geschwulstartige Conglomerate verschiedener von einander unabhängiger Gewebe und Gebilde anzusehen, welche wie selbstständige Gewächse oder Pflanzen sich, kraft ihres eigenen Lebens, unter gemeinschaftlichen Lebensbedingungen entwickelt haben. F. MARCHAND[2]) hat auf Grund obiger Thatsachen diese Auffassung verallgemeinert, indem er sagt, dass auch schon der *normale Embryo in seinen früheren Stadien dem Begriffe eines Organismus nicht entspricht.*

Die Ursachen dieser hochgradigen Defect- und auch zum Theil der grossen Deformationsmissbildungen wirken, so viel wir jetzt sehen, schon zu Zeiten, ehe die einzelnen Organe und Gewebe vollkommen angelegt oder ausgebildet sind; daraus folgt, dass *die betreffenden Theile des Embryo „nach" so hochgradigen Störungen ihrer selbst oder ihrer Nachbarschaft* nicht blos noch am Leben zu bleiben, sondern sogar *in einer oft noch an das Normale erinnernden Weise sich formal und geweblich zu differenziren vermögen.* Dasselbe wird vielleicht noch genauer

[1]) P. L. PANUM, Beiträge zur Kenntniss der physiologischen Bedeutung der angeborenen Missbildungen. VIRCHOW's Archiv 1878 Bd. 72, S. 85.

[2]) F. MARCHAND, Realencyklopädie der gesammten Heilkunde von Eulenburg 1881, Artikel: Missbildungen S. 7.

festzustellen sein durch die von W. ZAHN[1]) eingeführte, weiterhin von G. LEOPOLD[2]) und E. FISCHER[3]) fortgesetzte Transplantation embryonaler Theile in Ernährung und Schutz gewährende Organe erwachsener Thiere; wobei sich schon jetzt gezeigt hat, dass manche isolirte embryonale Theile nicht blos zu wachsen, sondern sich in annähernd normaler Weise geweblich weiter zu differenziren vermögen. Desgleichen lassen die Keime der Dermoidkystome ausser Haut, Haaren und Drüsen, auch wohlgebildete Zähne mit Kiefertheilen ausser Zusammenhang mit [**481**] den normalen Nachbartheilen des Organismus hervorgehen. Wohl auch enthalten verschleppte Geschwulstkeime, welche sich zu metastatischen Geschwülsten entwickeln, zur Zeit ihrer Verschleppung noch nicht immer schon die differenzirten Gewebe, die wir nach ihrem Wachsthum in ihnen finden. Dann würde auch hier selbstständige gewebliche Differenzirung vorliegen; wobei aber von den Blutgefässen abzusehen ist, da diese entweder von der Nachbarschaft direct hineinwachsen oder doch von ihr aus unter der Wirkung functioneller Reize in den Tumor hinein wachsen und danach sich differenziren, somit der „functionellen Anpassung“ zugehören.

Schliesslich sind auch hier die abgeschnürten sog. Nebenorgane zu verwerthen; vor allem diejenigen, welche eine specifische, dem Gebilde „im Ganzen“ angepasste Structur haben, die die gröbere Structur des „normalen“ Organes wiederholt; dies kommt freilich nur bei sehr wenigen Organen vor; vielleicht bei den accessorischen Nebennieren, wo die hierbei allein vorhandene Rindensubstanz die normale regelmässige Anordnung der Zellstränge zeigt[4]). Zweitens können aber auch die abgeschnürten Theile von Organen, welche keine solche

1) F. WILH. ZAHN, Sur le sort des tissus implantés dans l'organisme. Genève 1878 und VIRCHOW's Archiv 1884 Bd. 95 S. 369–387.

2) G. LEOPOLD, Experimentelle Untersuchungen über die Antiologie der Geschwülste. VIRCHOW's Archiv 1881 Bd. 85.

3) E. FISCHER, Ueber Transplantationen von organ. Material. Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie 1882 Bd. 17 S. 61 und S. 362.

4) Vgl. F. MARCHAND, Ueber accessorische Nebennieren im Ligamentum latum. VIRCHOW's Archiv 1883 Bd. 92.

specifische, besondere Gestaltungskräfte des Ganzen voraussetzende Structur haben, von entsprechender Bedeutung sein; so die Nebenmilzen und Nebenlebern, deren gröbere Structur, wie ich zeigen werde, vorwiegend in das Gebiet der functionellen Anpassung fällt. Diese Organe sind für uns von Bedeutung, sofern ihre Isolirung von der normalen Umgebung schon „vor" der Vollendung ihrer specifischen Gewebebildung erfolgt war und sofern diese specifische Gewebebildung nicht auch blos eine Folge der functionellen Anpassung ist[1]).

Wir ersehen aus den angeführten Beispielen, dass viele „Theile" des Embryo unter günstigen Ernährungsumständen sich unabhängig von ihrer näheren oder ferneren Umgebung geweblich und formal zu differenziren vermögen, und dass dies sogar in annähernd normaler Weise geschehen kann. Daraus geht hervor, dass die Differenzirung dieser Theile an sich nicht eine Function der Wechselwirkung zwischen ihnen und den andern Theilen ist. [**482**] Also eine gewisse gewebliche und formale Selbstdifferenzirung vieler Theile des sich entwickelnden Eies ist bereits erwiesen. Ich werde durch besondere Specialuntersuchungen im Einzelnen festzustellen suchen, welche kleinsten Theile sie betrifft, in welcher Periode der Entwickelung sie anfängt, wie weit sie geht, und ob Complexe dieser kleinsten Theile sich wiederum weiter zu differenziren vermögen als die einzelnen Theile für sich (s. Nr. 22, S. 140).

Man kann geneigt sein, auch aus den bereits bekannten Verhältnissen der normalen Entwickelung Schlüsse auf Selbstdifferenzirung von Theilen zu ziehen und vielleicht anzunehmen, dass z. B. diejenigen Organe, welche frühzeitig von ihrer Umgebung gesondert werden, wie das Gehörorgan, die Augenblase [die Niere, Leber etc.], die Extremitätenknospe sich in sich selber differenziren. Da aber die Isolirung dieser Theile

[[1]) Bezüglich der Entstehung der Structur der Leber vergleiche W. Roux, Einleitung zum Archiv für Entwickelungsmechanik. Bd. I, S. 7.

durch eine abgrenzende und abgesehen von grobmechanischen Wirkungen wohl die Uebertragung differenzirender Einwirkungen hemmende Bindegewebskapsel] nirgends eine vollkommene ist [indem ausser den ernährenden Gefässen auch noch Nerven diese Kapsel durchsetzen], und wir zunächst noch auf gänzlich unbekannte Möglichkeiten Rücksicht zu nehmen haben, so können diese Folgerungen vorläufig nicht über den Werth von Vermuthungen hinaus gelangen.

Die Selbstdifferenzirung räumlich begrenzter Theile, für deren Betheiligung an der Entwickelung wir hier einige Beweise aufgeführt haben, kann, wie schon angedeutet, von zweierlei Art sein: rein formaler oder qualitativer Art. Die *„formale" Selbstdifferenzirung* ist die leichter verständliche und kann z. B. auf ungleichem Wachsthum der Theile beruhen; denn wenn, wie schon (S. 9) erwähnt worden, ein ganz einfach geformtes Gemenge zu verschiedenem Wachsthum der Theile befähigter Substanzen in die Lage versetzt wird, diese latenten Ungleichheiten zu bethätigen, so müssen nothwendig entsprechend viele verschiedene Formen die Folge dieser vielfachen ungleichen Vergrösserungen der Theile sein. Obgleich nun die Gelegenheit zu diesem Wachsthum, die Nahrungszufuhr vielleicht von aussen kommt, und der Vorgang alsdann in seiner Totalität erfasst, nicht als Selbstdifferenzirung bezeichnet werden kann, so kann doch das Formale, was dabei entsteht in seiner Form rein von den Lagerungsverhältnissen der mit ungleicher Wachsthumskraft begabten Theile abhängig sein; und die Formenbildung als [**483**] solche muss dann als formale Selbstdifferenzirung bezeichnet werden, trotz der stattfindenden Aufnahme von Energie. Wenn dagegen das ungleiche Wachsthum blos von ungleicher, durch äussere Kräfte bestimmter Vertheilung der Nahrung abhinge, und somit diese äusseren Kräfte die zu bildende Form direct bestimmten, dann wäre natürlich die Formenbildung nicht mehr als formale Selbstdifferenzirung, sondern als *unvollkommen passive Differenzirung* zu betrachten.

Bei dem ungleichen Wachsthum aus eigenen Kräften müssen aber auch mechanische Wechselwirkungen zwischen den

Theilen entstehen und passive Gestaltungen dadurch hervorgebracht werden, worüber hinten (S. 232) ausführlich gehandelt werden wird.

Natürlich können formale Selbstdifferenzirungen auch durch ungleiche Verkleinerung von Theilen, sowie durch blosse Umformung oder Umordnung der Theile ohne Aenderung ihrer Masse oder durch Combination aller dieser Arten von Formwandlungen entstehen.

Die *„qualitative" Selbstdifferenzirung* räumlich abgegrenzter Bezirke des Eies oder Embryos angehend, so hat ausser bei vollkommener Selbstständigkeit der Differenzirungsvorgänge in dem betrachteten Bezirk ohne jede Zufuhr oder Abgabe von Energie [also bei reiner Umwandlung von im Differenzirungsbezirk schon vorhandener potentieller Energie in kinetische Energie], unsere Bezeichnung auch hier wieder, wie bei der formalen Selbstdifferenzirung, noch in dem anderen Falle Berechtigung, dass eine Zufuhr oder Abgabe von Energie für den Differenzirungsvorgang unerlässlich nöthig ist, sofern nur auch hier die specifische Natur der Veränderung vorwiegend durch die Kräfte der Materie des bezüglichen Bezirkes bestimmt ist; wir werden dann den Vorgang als *„unvollkommene Selbstdifferenzirung"* bezeichnen. Wird z. B. ein Gemenge verschiedener, trockener, chemischer Substanzen in ozonhaltige Luft gebracht, so werden viele derselben sich verändern, jede Substanz an allen Orten, wo Theile von ihr vorhanden sind und jede in anderer Weise. Die qualitative Natur jeder dieser Veränderungen ist natürlich mit durch die besondere Eigenschaft des Sauerstoffs, mit jedem dieser Körper eine Verbindung von ganz bestimmten Eigenschaften einzugehen, bedingt. Aber der Grund des uns hier vorzugsweise interessirenden specifischen Verhaltens unserer Substanzmenge, eine bestimmte Anzahl neuer, typischer Verbindungen hervorgehen zu lassen, liegt in der schon vor- [**484**] her vorhandenen Zusammensetzung; und der Ausbreitungsbezirk jeder dieser neugebildeten Substanzen ist gleichfalls durch die Natur unserer Substanz bedingt. Wir werden daher die Sauerstoffzufuhr nur als die unerlässlich

nöthige „Vorbedingung“ zu der neuen Differenzirung des ganzen Substanzgemenges betrachten[1]).

Findet umgekehrt innerhalb einer gleichartigen Substanz an einer oder mehreren Stellen derselben eine Veränderung durch Ozon, welches von aussen her blos diesen Stellen zugeführt wird, statt, so ist letzteres natürlich als die „Ursache“ der qualitativen Differenzirung „dieser Stellen“, das heisst des „Formalen“, der Localisation dieser Veränderung zu bezeichnen, da ihm jetzt das Specifische der vor sich gehenden Veränderung, die Species loci, zukommt.

Ist dagegen die Oertlichkeit beiden Theilen von vornherein in gleicher Weise eigen, so kann bei der Bildung binärer Verbindungen natürlich nur von gleichwerthigen Componenten die Rede sein. Bei der Bildung ternärer und höherer Verbindungen wird es sich unter diesem Verhältniss vielleicht empfehlen, die einfachere Componente als die Bedingung von der complicirteren als der Ursache der specifischen Natur der Veränderung beider zu unterscheiden, weil anzunehmen sein wird, dass die specifische Natur der neuen Verbindung in höherem Maasse von der zusammengesetzteren Componente bestimmt wird.

Findet zwischen zwei Nachbarn des obigen Substanzgemenges chemische Wirkung statt, so wird dies blos innerhalb des beiden Theilen gemeinsamen Berührungsbezirkes möglich sein, und wir können nach der eben gegebenen Distinction die beiden Componenten benennen. Die Veränderung der zusammengesetzteren Componente wird als unvollkommene Selbstdifferenzirung, die der einfacheren Componente als abhängige Differenzirung zu bezeichnen sein; die Veränderung des von beiden Substanzen gebildeten Systemes dagegen als vollkommene Selbstdifferenzirung dieses Systemes. Ist aber zum Vorgang dieser Veränderung vielleicht noch Zufuhr von Energie, z. B. von

[1]) Soweit die sogenannten „qualitativen“ (z. B. geweblichen) Differenzirungen der Organismen in der Produktion specifisch organischer, sei es sichtbarer oder unsichtbarer Structuren bestehen oder mit solcher Bildung verbunden sind, sind sie zu den formalen Differenzirungen zu rechnen. Unsere Distinction bezieht sich blos auf die während der Ontogenese stattfindenden chemischen Veränderungen.

Wärme oder Licht, nöthig, so liegt unvollkommene Selbstdifferenzirung des Systemes vor.

Nach diesen Principien werden in den speciellen Beiträgen die Unterscheidungen gemacht werden.

B. Arten „differenzirender Wechselwirkungen“ der Theile des Organismus.

[**485**] Nachdem so ein erster Ueberblick über das Wesen und eventuelle Vorkommen der Selbstdifferenzirung von Theilen des Embryo gewonnen ist, wollen wir nun auch über die eventuellen differenzirenden Correlationen uns einen solchen zu verschaffen suchen.

Wir kennen bereits drei Arten differenzirender Correlationen s. abhängiger Differenzirung etwas genauer, das heisst weniger ungenau als andere gegenwärtig blos unbestimmt zu vermuthende Arten.

1. Die functionelle Anpassung.

Um, in der Entwickelung des Individuums rückwärts schreitend, mit dem besser Bekannten anzufangen, ist zunächst die functionelle Anpassung zu erwähnen. Mit dieser Bezeichnung habe ich (Nr. 4 u. 7) alle progressiven und regressiven Anpassungsvorgänge der Organe zusammengefasst, welche durch die eigene Functionsvollziehung oder Unterlassung vermittelt werden; und desgleichen soll dieselbe Bezeichnung auch für das Product jedes solchen Vorganges verwendet werden.

Die so bezeichneten Wechselwirkungen zwischen Function und dem dieselbe vollziehenden Substrate sind schon seit Lamarck Gegenstand besonderer Aufmerksamkeit der Naturforscher gewesen, und zahlreiche Forscher haben sich über die Art der Vermittelung und über die Ursachen derselben im Allgemeinen oder in Bezug auf einzelne Organe oder Gewebe geäussert; so: Joh. Müller [1]), Canstatt [2]), Herm. Meyer [3]),

1) Joh. Müller, Handbuch der Physiologie 1837.

2) Canstatt, Wagner's Handwörterbuch der Physiologie 1842 Bd. 1. Artikel: Atrophie.

3) Herm. Meyer, Untersuchungen über die Physiologie der Nervenfaser. Tübingen 1843, und Arch. f. Anat. u. Physiologie 1867. Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes 1873.

J. Henle[1]), Ludw. Fick[2], R. Virchow[3]), A. Fick[4]), C. Ludwig[5]), W. Henke[6]), H. Spencer[7]), [**486**] W. His[8]), Ch. Darwin[9]), E. Haeckel[10]), J. Ranke[11]). L. Hermann[12]), J. Wolff[13]), Steudener[14]), J. Cohnheim[15]) H. Strasser[16]), C. Bardeleben[17]), H. Nasse[18]), F. Busch[19]), M. Kassowitz[20]), du Bois-Reymond[21]), Ed. Rindfleisch[22]), W. Preyer[23]), S. Stricker[24]).

Diese Aeusserungen sind zumeist blos gelegentliche; und keiner dieser Autoren hat eine Theorie ausgearbeitet, welche dem gegenwärtigen

1) J. Henle, Handbuch der rationellen Pathologie 1846 Bd. I.

2) Ludw. Fick, Ueber die Ursachen der Knochenformen 1857. Ueber die Gestaltung der Gelenkflächen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859.

3) R. Virchow, Die Zellularpathologie 1858.

4) A. Fick, Moleschott's Untersuchungen 1860 Bd. III.

5) C. Ludwig, Lehrbuch der Physiologie 1861.

6) W. Henke, Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke 1863.

7) H. Spencer, Principien der Biologie 1864 Bd. 1.

8) W. His, Ueber die Häute und Höhlen des Körpers. Academ. Programm, Basel 1865. Unsere Körperform 1874 S. 128.

9) Ch. Darwin, Das Variiren der Pflanzen und Thiere im Zustande der Domestikation.

10) E. Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen 1866, und: Natürliche Schöpfungsgeschichte.

11) J. Ranke, Die Blutvertheilung und der Thätigkeitswechsel der Organe 1871.

12) L. Hermann, Grundriss der Physiologie des Menschen 1872.

13) J. Wolff, Ueber die innere Architektur der Knochen. Virchow's Arch. 1870 Bd. 50. Beiträge zur Lehre von der Heilung der Fracturen, v. Langenbeck's Arch. f. Chirurgie Bd. 14. 1872 Das Gesetz der Transformation der inneren Architektur der Knochen bei pathologischen Veränderungen der äusseren Knochenform. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, phys.-math. Cl. vom 24. April 1884. — Koester, Verhandl. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, Juni 1872.

14) Steudener, Abhandl. d. naturf. Gesellsch. in Halle 1875. Bd. 13. Heft 3.

15) J. Cohnheim, Vorlesungen über allgemeine Pathologie. 1877. Bd. 1.

16) H. Strasser, Zur Entwickelung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morpholog. Jahrb. 1877, Bd. 3, und: Zur Kenntniss der functionellen Anpassung der quergestreiften Muskeln. 1883.

17) C. Bardeleben, Ueber den Bau der Arterienwand. Sitzungsber. d. Jenaischen Ges. f. Med. u. Nat. 10. Mai 1878. S. 16.

18) H. Nasse, Pflüger's Archiv Bd. 23, S. 361 f.

19) F. Busch, Regeneration und entzündliche Gewebebildung. Samml. klin. Vorträge von Volkmann. 1880. Nr. 178.

20) M. Kassowitz, Die normale Ossification. Wien, medicin. Jahrb. von Stricker, 1880.

21) Du Bois-Reymond, Ueber die Uebung. Festrede 1881.

22) Ed. Rindfleisch, Die Elemente der Pathologie 1883.

23) W. Preyer, Elemente der allgemeinen Physiologie 1883.

24) S. Stricker, Vorlesungen über allgemeine u. experimentelle Pathologie 1883.

Standpunkte unserer Kenntnisse der Thatsachen Genüge zu leisten vermag. Ich habe mich bestrebt, dieses Ziel zu erreichen (s. Nr. 4) und angefangen, in einer besonderen Serie [**487**] von „Beiträgen zur Morphologie der functionellen Anpassung" (s. Nr. 7—11) unsere Kenntniss der bezüglichen Vorgänge zu vervollständigen; daselbst werden auch die Leistungen der genannten Autoren eingehend gewürdigt werden. Ich verweise daher bezüglich des Genaueren auf diese Darstellungen und werde hier das Principielle nur so weit erörtern, als es für unseren speciellen Zweck dadurch nöthig gemacht wird, dass die Wirkung dieses Principes vielfach tief in das embryonale Leben eingreift.

Die functionelle Anpassung kann ihre Wirkung in einem Organe natürlich erst beginnen, wenn dasselbe nach seiner Anlage zum ersten Male ausser seiner Selbsterhaltungs- und Entwickelungsfunctionen seine specifische, dem Ganzen dienende Function ausübt, also erst, nachdem es selber schon bis zu der hierfür nöthigen Vollkommenheit durch andere Gestaltungsprincipien ausgebildet worden ist. Dieser Moment tritt aber bei einigen Organen, z. B. beim Ectoblast, beim Entoblast, bei dem Herzen und bei den Blutgefässen sehr frühzeitig ein; und schon E. v. Baer [1]) ist „fest überzeugt, dass erst durch die Bewegung des Blutes die Gefässwand in dem Gefässhof sich bildet [2]); H. Virchow [3]), J. Janosik [4]) und J. Kollmann [5]) haben jüngst die verdauende Thätigkeit der eben erst gebildeten Entoblastzellen des Dotterwalles erkannt; und ich habe oben darauf hingewiesen, dass beim Absterben der Gastrula und älterer Embryonen, die Zellen des Ectoblast ihre polyedrische *„functionelle Gestalt"* verlieren und sie mit der Kugelgestalt vertauschen; erstere ein Zeichen, dass sie schon als Epithelzellen fungirt haben.

Mit der öfteren Functionirung erlangt die Function unter Vermit-

1) K. E. v. Baer, Ueber die Entwickelungsgeschichte der Thiere. 1828. Bd. 1, S. 15.

[2) Siehe dagegen I, S. 83 Anm.]

3) H. Virchow, Ueber das Epithel im Dottersack. Diss. Berlin 1875.

4) J. Janosik, Beitrag zur Kenntniss des Keimwulstes bei Vögeln. Wiener Sitzungsber. 1881. Bd. 84, Abth. 3.

5) J. Kollmann, Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abth. 1884.

telung der functionellen Anpassung mehr und [**488**] mehr die Herrschaft über das fungirende Substrat, so dass die anderen bildenden Kräfte in der Erhaltung und weiteren Ausbildung des Organes mehr und mehr zurücktreten. Die allgemeine Möglichkeit dieser in ihren Leistungen immer das den gegebenen Verhältnissen Entsprechende schaffenden Rückwirkungen der Function auf das sie vollziehende Substrat beruht im Allgemeinen darauf, dass jede Function ein Geschehen ist und als solches die Fähigkeit hat, auf andere in seinem Wirkungsbereiche befindliche, ihm nicht conforme Zustände oder Vorgänge, modificirend, eventuell conformirend einzuwirken.

1. Diese modificirende Wirkung kann eine rein mechanische sein und so lange dauern, bis das fungirende Substrat in eine gewisse mechanische Uebereinstimmung mit dem functionellen Vorgang gebracht ist, bis z. B. die Sehnenfasern in der Richtung des Muskelzuges gelegen sind (W. His), oder bis zwei zusammengehörige Gelenkflächen sich zu einer gewissen, der Führung entsprechenden Uebereinstimmung abgeschliffen haben (Ludw. Fick). Der Wirkungsumfang dieser „mechanisch vermittelten functionellen Anpassung", oder kürzer dieser *„mechanischen functionellen Anpassung"* ist noch nicht recht festgestellt, gleichwohl aber, wie es scheint, erheblich überschätzt worden.

2. Die Hauptwirkungen der functionellen Anpassung müssen complicirter vermittelt sein und beruhen nach meiner Auffassung (s. Nr. 4) auf einer ganz besonderen Qualität des fungirenden Substrates, vermittelst deren in einem von der Häufigkeit der Wiederholung der Function abhängigen Maass, die den functionellen Verhältnissen entsprechendste Grösse, Gestalt und Structur jedes Organes des Individuums durch die Function selber sich herstellen muss. Da so die Configuration der Organe durch die von aussen her zugeführte, die Function veranlassende und bestimmende Energie bedingt ist, muss die Configurationsbildung selber als eine correlative Bildung bezeichnet werden. Doch ist zu erwähnen, dass zu dem angegebenen vollkommenen Effecte höchster Zweckmässigkeit noch ein anderes, nachstehend (S. 216) erörtertes Princip der Correlation, welches von den früheren Autoren übersehen worden ist, helfend eingreifen muss. Das Wesen der einen

solchen Effect ermöglichenden Gewebsqualität ist darin bestehend zu denken, dass mittelbar oder unmittelbar die specifische [**489**] Function eine „trophische", die Assimilation anregende Wirkung für jedes einzelne kleinste fungirende Theilchen besitzt, resp., wenn letzteres nicht selber assimilirt, dessen Matrix zur Bildung neuer fungirender Theilchen anzuregen vermag, während umgekehrt ohne Function die Selbsterhaltungsfähigkeit der Theile sich vermindert, resp. kein Ersatz der geschwundenen Theile stattfindet.

Diese Art der Anpassung wollen wir daher als die *„trophisch vermittelte functionelle Anpassung"* der mechanisch vermittelten gegenüberstellen. Die scheinbar teleologische Wirkung dieser Substanzqualität auf die Gestalt und Structur der Organe beruht theils darauf, dass diese Qualität ein Princip *„mechanischer"* der geleisteten Arbeitsgrösse jedes kleinsten Theilchens entsprechender *„Selbstlöhnung"* darstellt. Es ist evident, dass, wenn ein solches mechanisches Princip sich auch auf die ganzen Individuen übertragen liesse, in den socialen Einrichtungen dieser eine gleiche Vollkommenheit sich ausbilden könnte resp. müsste[1]).

Anderen Theiles aber ist die Ursache der scheinbar teleologischen Wirkung dieser Gewebsqualität darin zu erkennen, dass letztere zugleich eine Art von Wechselwirkung unter den fungirenden Theilen ermöglicht, welche auf dem Wege der Auslese unter den Theilen zur stetigen Vervollkommnung führen muss, wie in dem nächsten Abschnitt dargethan werden wird. Als Hilfsprincip für die Massenversorgung grösserer Theile mit Nahrung kommt noch hinzu, dass von den Orten des Substanzverbrauches aus im Bedarfsfalle besondere Mechanismen für verstärkte Nahrungszufuhr ausgelöst werden können. Diese gröberen Mechanismen verdanken aber gleichfalls nur der functionellen Anpassung der betheiligten Gefässe und Nerven ihre ent-

[[1]) Die Ansicht der neuesten Volksbeglücker, dass es „ungerecht" sei, jeden nach seinen „Leistungen" zu lohnen, sondern dass jeder Mensch gleich viel zugetheilt erhalten müsse, war damals noch nicht entdeckt. Es ist aber auch kaum annehmbar, dass Organismen sehr leistungsfähig werden würden, in denen jeder von den Zellen aller Gewebe stets gleich viel Nahrung zugetheilt würde. Das Maximum an Leistungsfähigkeit eines Ganzen kann blos erreicht werden, wenn jeder Theil desselben nach dem Maasse der Nothwendigkeit und Grösse seiner Leistung für das Ganze gelohnt wird.]

sprechende Ausbildung; gleichwohl wurden sie früher als die primären und alleinigen Vermittler der functionellen Anpassung der Organe aufgefasst. Ich habe nachgewiesen, dass diese Auffassung irrthümlich sein muss, besonders deshalb, weil die functionellen Structuren viel feiner sind als die Capillarbezirke und weil die functionelle Anpassung dimensional beschränkte Hypertrophien und Atrophien, z. B. blos der Dicke oder blos der Länge der [**490**] Muskeln hervorzubringen vermag, was beides nicht durch die Art der Blutvertheilung bewirkt werden kann.

Zu weit verbreiteten „differenzirenden" Correlationen der Theile des Organismus führt dieses Princip dadurch, dass die Organe in vielfachen „functionellen Correlationen" unter einander stehen, indem die Function eines Organes die vieler anderen veranlasst. Die Ganglienzelle setzt den Nerven, dieser den Muskel, dieser die Fascien, Sehnen, Knochen und Gelenke in Thätigkeit; und in allen oder den meisten dieser Theile finden zugleich Aenderungen der Circulation statt, welche die Gefässe und schliesslich das Herz in ihrer Thätigkeit, wiederum unter Vermittelung von Nervenbahnen und Nervencentren alteriren. Durch diese functionellen Correlationen kann schon während der Heranbildung vieler Organe im Embryo vom ersten Beginne besonderer, nicht blos auf die eigene Selbsternährung der Organe gerichteter Functionen an, unter Vermittelung der functionellen Anpassung, das feinere functionelle Zusammenpassen, die *functionelle Harmonie* aller Theile zu einander entstehen. So kann auch bei primärer Aenderung eines einzigen Organes im Embryo eventuell die ganze übrige Organisation eine derartige Abweichung von der normalen Ausbildung erfahren, dass das Individuum doch selbstständig lebensfähig ist und bald nach dem Beginne der betreffenden Functionen in allen seinen Theilen als harmonisch gebildet sich darstellt [s. Nr. 4].

2. Der zur „Theilauslese" führende „züchtende Kampf der Theile" im Organismus.

Ein zweites Princip möglicher differenzirender Correlationen ist die **züchtende Theilauslese im Organismus** [s. Nr. 4 u. 5].

Die Theilauslese im Organismus kann das Product zweier wesentlich verschiedener Vorgänge sein. Einmal ist eine directe oder indirecte Wechselwirkung zwischen selbsterhaltungsfähigen lebensthätigen Theilen des Organismus möglich [die durch Züchtung einiger und Vernichtung anderer Qualitäten oder durch Veranlassung localer Ausbildung oder localen Schwundes zur Differenzirung führt] und die man ihrem Wesen nach mit einigem Rechte als Kampf bezeichnen kann. Ausserdem aber können auch lebensthätige Theile, welche bestimmte, unter den vorhandenen Verhältnissen nicht mehr selbsterhaltungsfähige Qualitäten besitzen, einfach schwinden und so aus dem Organismus eliminirt werden, wodurch die Qualitäten des Organismus, resp. des betreffenden Organes eine entsprechende Aenderung erfahren. [Diese Selbstausmerzung von Theilen kann nur soweit zu den Correlationen der Theile gerechnet werden, als die sie schädigende Aenderung der äusseren Verhältnisse dieser Theile im Laufe der Ontogenese durch Theile des Organismus selber producirt wird, also nicht durch ausserhalb des Organismus liegende Verhältnisse bedingt ist. Genaueres als hier blos der Uebersicht über die Correlationen wegen reproducirt ist, siehe in der ausführlichen Darlegung Nr. 4.

[**491**] 1. Betrachten wir zunächst die durch Kampf vermittelte Auslese. Um das Wesen dieser Art Vorgänge uns klar zu machen, müssen wir uns etwas weiter umsehen.

Da die Zellen assimiliren und sich so einen wesentlichen Theil ihrer in der Aussenwelt nicht unmittelbar vorhandenen Existenzbedingungen selber produciren, so stellen sie, wie die ganzen Individuen „Selbsterhaltungsprocesse“ dar; und sie sind dies vielleicht gleich den Individuen in einem noch höheren Sinne dadurch, dass ihnen innerhalb gewisser Grenzen noch die Fähigkeit der „Selbstregulation“ zukommt, in der ich die wesentlichste allgemeine Eigenschaft des Organischen erblicken zu müssen glaube[1]. Diese besteht darin, dass beim Fehlen eines Erhaltungsbedürfnisses z. B. der Nahrung, die Fähigkeit sich dieselbe zu verschaffen, sie aus der nächsten Umgebung anzuziehen und aufzunehmen, eine gewisse Strecke weit mit der Grösse des Bedürfnisses steigt; während bei überschüssig vorhandener Nahrung

[1] S. Bd. I Nr. 4, Kapitel V: Ueber das Wesen des Organischen u. Bd. II S. 78.

die Aufnahme sich bald verringert; oder z. B., dass bei einem Druck durch die Nachbarschaft auch die Druckwiderstandsfähigkeit der Zellen sich ein wenig steigert.

Solche durch Selbsterzeugung eines Theiles ihrer Existenzbedingungen und durch Selbstregulation von den anorganischen physikalisch-chemischen Processen unterschiedene und so durch ein Fürsichsein, durch eigenes Selbst ausgezeichnete Vorgänge (s. I, S. 241 Anm.) können in Folge dessen auch in andere Arten von Wechselwirkungen untereinander treten als die „anorganischen" Processe. Bei den Wechselwirkungen dieser letzteren werden stets alle Componenten verändert und zu einer „Resultante" vereinigt. Von unseren „Selbsterhaltungsprocessen" dagegen kann der eine den anderen durch seine Anwesenheit total in seiner „Sonderexistenz" vernichten, während ersterer selber unverändert den anderen überdauert.

Da hier somit das Resultat der Wechselwirkung beider dasselbe ist, wie bei einem bewussten Kampfe zweier Individuen, so habe ich es für berechtigt gehalten, auch denselben Namen dafür zu verwenden, zumal da für diese erst neu beachtete Art der Wechselwirkung ohne Bewusstsein, kein besonderer Name existirt, und der ganze Vorgang sich auf die angedeutete [**492**] Weise principiell von den anorganischen Wechselwirkungen unterscheidet.

Da die Flammen durch ihre Assimilation und eine gewisse Selbstregulation Selbsterhaltungsprocesse darstellen, so kann man sie zur Demonstration derartiger Kampfesweisen benutzen. Es lässt sich zeigen, wie eine Wachsflamme mit einer Gasflamme zugleich unter einen umgekehrt aufgehängten Glastrichter gebracht, von letzterer vernichtet wird und zwar an einer Stelle, wo sie vorher ganz gut sich weiter zu erhalten vermochte. Die Wachsflamme kann ihrerseits wieder eine Stearinflamme vernichten. Ebenso kann man die Wachsthumshemmung einer schwächeren Flamme durch eine stärkere deutlich vorführen, wenn man zwei Papierstreifen, von denen aber der eine mit Oel getränkt ist, gleichzeitig anzündet und unter den Glastrichter bringt. Nachdem die Terpentinölflamme schnell gross aufgewachsen ist und

ihr Material aufgezehrt hat, fängt die bis dahin klein gebliebene Papierflamme erst an, sich weiter zu vergrössern.

Es giebt in der Pathologie zahlreiche Vorkommnisse, welche auf einen Kampf unter den Zellen hinweisen, so das Eindringen von einer Zelle in eine andere unter entsprechender Usur der Substanz der letzteren, z. B. bei der Aufzehrung der durch Unterbrechung der Blutcirculation geschwächten Muskelfasern durch einwandernde weisse Blutzellen (s. I, S. 258). Der Kampf unter den selbsterhaltungsfähigen Theilen einer Zelle dagegen wird sich schwerer durch directe Beobachtung nachweisen lassen.

Diese Wechselwirkung von Zellen oder sonstigen selbsterhaltungsfähigen Theilen des Organismus, welche mit Verkleinerung oder gänzlicher Vernichtung des Einen durch das sich vergrössernde oder allein überlebende Andere verbunden ist, kann auf sehr verschiedene Weise vor sich gehen.

Erstens kann dieser *Kampf ein „directer“* sein, indem die eine Zelle durch ihr Wachsthum die andere Zelle beim Mangel des Raumes direct *am weiteren Wachsthum hemmt*, oder *sie direct erdrückt*, derart, dass letztere immer kleiner wird und schliesslich schwindet. Bei Raummangel werden also ceteris paribus die druckfesteren Zellen allein übrig bleiben und allein sich weiter ver-
[**493**] mehren. Ferner kann eventuell *die eine Zelle die andere direct aufzehren*, wie es wohl in dem erwähnten pathologischen Beispiele und normalerweise im Embryo mit den Dotterzellen seitens der Zellen des Keimes geschieht [oder wie es mit dem Schwanz der Anurenlarven stattfindet].

Oder zweitens der *Kampf ist ein indirect geführter*, indem die eine Zelle der anderen nur die *Nahrung vorweg nimmt*, sofern letztere nur spärlich vorhanden ist und eine der Zellen stärkere chemische Affinitäten besitzt. Solche Wechselwirkung kann auch zwischen nicht benachbarten Zellen, ja *zwischen ganz entfernten Organen* stattfinden, indem die stärkst assimilirenden Zellen am raschesten dem spärlichen Blute so viel Nahrung entziehen, dass der Gehalt desselben an den betreffenden Stoffen bald so gering wird, dass die schwächeren Organe nur wenig oder bald nichts mehr ihm zu

entnehmen vermögen. Dieses Verhältniss erklärt wohl zum Theil die ungleiche Gewichtsabnahme der Organe bei der Inanition, zumal da hierbei die thätigsten, also am meisten verbrauchenden Organe, wie Herz und Gehirn, am wenigsten schwinden. In dieser Wechselwirkung werden also ceteris paribus nur die kräftigst assimilirenden Zellen übrig bleiben. Es leuchtet ein, dass, wenn diese kräftigeren Gebilde nicht im Organismus vorhanden gewesen wären, die schwächeren noch hätten weiter leben können, und dass umgekehrt in dem Maasse, als die schwächeren Theile noch Nahrung aufnehmen, diese den stärkeren entzogen wird. Und es ergiebt sich, dass, wenn die schwächeren Theile einmal auf die geschilderte Weise durch die Existenz der stärkeren etwas benachtheiligt worden sind, ein Circulus der Selbststeigerung der Verschiedenheit eingeleitet ist, welcher erstere Theile beim Andauern der äusseren ungünstigen Verhältnisse allmählich zum Tode, also zur Elimination des Schwächeren führen muss.

Sind noch andere Mittel zum Leben nöthig, so können natürlich die Theile auch noch diese Erfordernisse einander wegnehmen, z. B. den functionellen Reiz. Wenn z. B. in den Muskelfasern Theile sind, welche den functionellen Reiz ceteris paribus leichter aufnehmen als die anderen, so werden, nach der zur Erklärung der functionellen Anpassung gemachten Annahme, bei einer für die Erhaltung der ganzen Faser ungenügenden Reizzufuhr die leichter erregbaren Theile die weniger leicht erregbaren durch Vorwegnahme einer Lebensbedingung der Vernichtung überliefern.

[**494**] In diesen beiden Arten directen und indirecten Kampfes führt die Auslese zu einer Züchtung besonderer Qualitäten im Organismus; und die allein zur Erhaltung ausgelesenen Theile werden durch das ungleiche Verhalten der Theile des Organismus gegen eine äussere Ursache (Raum- oder Nahrungsmangel) bestimmt, welche an sich alle in die Wechselwirkung eintretenden Theile in gleicher Weise betrifft.

Zweitens kann umgekehrt auch bei gleicher Qualität der Theile eine Auslese durch locale Begünstigung von Theilen zu Stande kommen, welche in der Art ihres Zustandekommens noch den Namen eines indirecten Kampfes verdient und wiederum zu

einer totalen Vernichtung der Existenz des einen durch die Existenz des anderen führt. Diese Art der Wechselwirkung beruht auf der Tendenz zu bestimmter Localisation der Function in manchen Organen und auf der trophischen Wirkung der Function selber, welche wir als die Grundlage der functionellen Anpassung bezeichnet haben. Diese trophisch vermittelte functionelle Anpassung würde für sich allein wesentlich blos die leistungsfähige Grösse der Organe auszubilden vermögen; in Verbindung mit der jetzt zu erwähnenden Art der Auslese wird sie zu einem Princip erhoben, welches die Organe bis zur vollkommensten Anpassung an die Function in „Gestalt und Structur" auszubilden vermag (s. Nr. 4, Kapitel IV).

Stellen wir uns diese directe Anpassung der Structur an die Function z. B. beim Knochen vor. Ein zwischen zwei wagrechten Knochenplättchen befestigtes, mit ihnen an seinen Enden verschmolzenes Knochenbälkchen stehe statt in der Richtung des senkrechten Druckes schräg zu derselben; alsdann wird dasselbe durch den Druck mehr oder weniger gegen die Plättchen geneigt werden. An den beiden concaven Winkeln ist alsdann, wie in einem späteren Beitrage zur Morphologie der functionellen Anpassung dargethan werden wird, die Beanspruchung eine stärkere, als auf der entgegengesetzten convexen Seite; nach obiger Annahme der trophischen Wirkung der Function wird daher Knochen concaverseits angelagert werden. [Dies wird sich so lange fortsetzen, als die Ungleichheit besteht, also als diese Seiten noch concav sind.] Durch den neugebildeten, mehr in der ursprünglichen Druckrichtung liegenden Knochen hindurch pflanzt sich nun ein grösserer Theil des Druckes fort, wodurch der Knochen an der Convexität gleichzeitig entsprechend entlastet wird; es findet also daselbst Functionsentziehung und daher [**495**] allmählich Inactivitätsschwund statt, möge dieser nun direct vor sich gehen oder durch ein Sinken der Widerstandsfähigkeit des entlasteten Knochens gegen die Osteoclasten bedingt sein. In dem Maasse als convexerseits Knochen schwindet, wird dadurch die concave Seite noch stärker beansprucht als vorher, hypertrophirt also noch mehr und entlastet wiederum auf der anderen Seite; [und Gleich-

gewicht ist erst hergestellt, wenn beide Seiten gleich sind, wenn das Bälkchen ganz in Richtung des Druckes steht].

In gleicher Weise wird in allen Organen mit „localisirter Functionsgelegenheit“ bei constanter Functionsweise durch Hypertrophie an den Stellen stärkerer Function den Stellen schwächerer Function mehr und mehr der functionelle Reiz, die Gelegenheit zur Function entzogen; und die so gelegenen Theile werden entweder direct rückgebildet oder nach ihrem physiologischen Schwund nicht wieder ersetzt. Ein „Gleichgewicht zwischen Function und Substrat“ ist erst hergestellt, wenn allenthalben die fungirende Substanz in den Richtungen, resp. an den Orten stärkster Function gelegen ist. Findet umgekehrt irgendwo an einer fungirenden Stelle primär Schwund aus irgend einer Ursache statt, so erhalten dadurch nun andere Stellen Gelegenheit zur Function und werden dadurch zu weiterer Ausbildung befähigt. So entsteht durch diese indirecte „Concurrenz um die Function“ mit Hilfe der „trophisch vermittelten functionellen Anpassung“ eine so feine, der Function auf das Vollkommenste angeschmiegte „functionelle Structur“, wie sie aus den kleinsten von der Function direct trophisch beeinflussten Formelementen zusammengesetzt werden kann. Was nun für die Structur, also für die Theile der Organe gilt, gilt natürlich auch für die Integration der Theile zum ganzen Organe. Die Organe werden daher, sofern nicht äussere Hindernisse einwirken, auf dieselbe Weise in ihrer Gestalt der Function angepasst werden, bis sie blos noch den Ausdruck der Gestalt der Function darstellen, somit eine „functionelle Gestalt“ besitzen. (Diese Auseinandersetzung ist viel zu kurz, um einwandfrei zu sein; für das Genauere verweise ich auf meine bezüglichen bereits publicirten (Nr. 4, 5, 7—11) und noch bevorstehenden Specialarbeiten).

Bei dieser ersten, als „Kampf“ bezeichneten Wechselwirkung von Theilen fand eine directe oder indirecte Benachtheiligung in der Selbsterhaltung des einen Theiles durch die Existenz und Weiterentwickelung des anderen statt; und die Folge war erstens bei „diffuser“ Vertheilung der Lebensbedingungen das Ueberleben der [**496**] am kräftigsten sie ausnutzenden Qualitäten unter Vernich-

tung der weniger kräftigen, also auch eine Verminderung der ursprünglich vorhandenen Qualitäten; zweitens bei localisirter Lebensbedingung war die Folge eine vollkommene Ausgestaltung der Form stärkster Localisation dieser Bedingung, also eine formale Differenzirung. In beiden Fällen würde der eine Theil nicht zu Grund gegangen sein, wenn nicht der andere vorhanden gewesen oder gebildet worden wäre und ihn durch seine Existenz geschädigt hätte; in gleicher Weise wie unter den Individuen eine gute Stelle, wenn nicht ein tüchtigerer Bewerber vorhanden gewesen wäre, dem weniger tüchtigen zu seinem und seiner Nachkommen Nutzen zugefallen wäre; oder in Bezug auf die localisirte Begünstigung, wie die zufällig an einer Eisenbahn gelegenen Städte sich entwickeln, während die früher blühenden, aber blos an einer Chaussee gelegenen Städte in der Concurrenz um den Erwerb mit diesen durch ihre Lage begünstigteren Concurrenten allmählich zurückgehen müssen und zugleich in dem Maasse, als sie abnehmen, dadurch wieder zur weiteren Entwickelung ihrer Concurrenten beitragen, in dem Maasse aber, als sie noch fernerhin, mit oder ohne Aufwand grösserer Anstrengung sich erhalten, die Entwickelung dieser hindern.

Man kann, da die Bezeichnung „Kampf" vielfach Anstoss erregt hat, für derartige Wechselwirkung nach PREYER auch die Bezeichnung Concurrenz oder das gegenwärtig so beliebte Wort Wettbewerb gebrauchen; die Bezeichnung ist ja Nebensache; die Hauptsache ist, dass wir erkannt haben, dass derartige zur Theilauslese führende und damit das sog. Zweckmässige, das heisst: das „Dauerfähige" schaffende Correlationen innerhalb des Individuum vorkommen.

W. WUNDT dagegen sagt[1]), dass ich mit meinen darauf bezüglichen Erörterungen „solche Lebenserscheinungen, die man sonst gewohnt war, in ihren causalen Beziehungen aufzufassen", blos „in teleologische Formen umgedeutet" hätte. Der Autor giebt vielleicht kund[2]), wer die vorstehend erörterten Lebenserscheinungen vor mir „in ihren causalen Beziehungen zu erfassen gewohnt war", und worin

[1]) W. WUNDT, Logik Bd. 2, S. 437.

[[2]) Dies hat jedoch W. WUNDT bis jetzt unterlassen.]

in meinen Ausführungen die „teleologische Umdeutung" besteht (s. I, S. 145).

[**497**] 3. Ausser dieser Auslese als Folge des Kampfes oder der Concurrenz, also einer unmittelbaren oder mittelbaren Wechselwirkung der Theile untereinander, kann nun noch eine Auslese durch directe Ausmerzung oder Selbstelimination ohne eine Wechselwirkung der Theile, unter denen ausgelesen wird, stattfinden, in gleicher Weise, wie aus einem Gemische von Eisen-, Messing, und und Kupferspähnen mit dem Magnete alle eisernen Theile, oder durch Erhitzen aus einer Mischung von Substanzen alle flüchtigen Bestandtheile ausgesondert werden können. Solche Ausmerzung kann innerhalb des Organismus bei jeder Aenderung der Lebensmittel und äusseren Lebensumstände eintreten. So werden bei chronischem Nahrungsmangel ceteris paribus diejenigen Zellen, welche zu ihrer Erhaltung mehr Nahrung nöthig haben als die anderen, zunächst durch Verhungern eliminirt werden; und durch das alleinige Uebrigbleiben der mit weniger Nahrung erhaltungsfähigen Theile wird der Organismus zu einer Sparmaschine umgezüchtet werden. Oder bei chronischer Einwirkung von Giften (Blei, Arsenik) werden alle nicht widerstandsfähigen Theile ausgemerzt und die widerstehenden nebst ihren Nachkommen fernerhin allein den Organismus zusammensetzen, wie dies alles von mir schon mehrfach auseinandergesetzt worden ist. Immer muss bei solchen Aenderungen der Lebensumstände eine Aussonderung des dabei nicht Dauerfähigen, nicht weiter Selbsterhaltungsfähigen stattfinden; die dauerfähigen Theile dagegen bleiben allein übrig, werden zur ferneren Erhaltung „ausgelesen". Also die Qualitäten des Organismus, resp. des von der Alteration der Umstände allein betroffenen Organes, werden vermindert und so gleichmässiger, somit zugleich different von dem früheren Zustande des Organismus.

Alle diese erörterten Arten der Auslese können und werden häufig gleichzeitig stattfinden, auch bei Aenderung blos einer Lebensbedingung. Wir hatten bei unserer gesonderten Betrachtung der möglichen Auslesearten stets die übrigen Verhältnisse als gleichbeschaffen vorausgesetzt, was in Wirklichkeit nicht der Fall zu sein

braucht. Alsdann ist es denkbar, dass z. B. durch den functionellen Reiz Theile so gestärkt werden, dass sie sich vermehren und dabei ihre Nachbarn direct erdrücken oder als Nahrung verwenden, sie aufzehren (directer Kampf); andere Theile werden [**498**] vielleicht blos so weit gekräftigt, dass sie bei der blossen Erhaltung ihres Volumens den anderen die nicht für alle ausreichende Nahrung vorwegnehmen (indirecter Kampf); oder aber manche Theile werden zufolge ihrer eigenen Natur durch den functionellen Reiz in ihrer Selbsterhaltungsfähigkeit geschädigt und daher direct ausgemerzt.

Diese Auslese des allein unter den gegebenen Verhältnissen Selbsterhaltungsfähigen und der Ersatz des nicht Dauerfähigen durch die Nachkommen des ersteren erhöht natürlich die Dauerfähigkeit des ganzen Individuum in den neu eingetretenen Verhältnissen; die Folge ist also eine Anpassung an diese Verhältnisse; und da dabei das Individuum als Ganzes erhalten bleibt, so erscheint uns diese Anpassung als eine directe, was sie auch in Bezug auf das Individuum ist. Aber man darf dabei nicht vergessen, dass diese directe und daher anscheinend teleologisch vermittelte Anpassung doch nur durch Auslese entstanden ist: wie nach Ch. Darwin die Anpassung der Art auf Kosten der Individuen, so entsteht die Anpassung des Individuum an seine Specialbedingungen auf Kosten seiner Theile (s. Nr. 7).

Ich habe diese von mir schon mehrfach behandelten Arten von Correlationen hier aufs neue ausführlich dargelegt, weil, wie ich ersehen habe, das Verständniss dieser Vorgänge auf grosse Schwierigkeiten gestossen ist; und weil ein klarer Einblick in die verschiedenen Möglichkeiten für die Verwendung des Principes der Theilauslese im Organismus auch bei der Deutung der individuellen Entwickelungsvorgänge unerlässlich nöthig erscheint.

Der wirkliche Antheil der Theilauslese an den Entwickelungsvorgängen kann natürlich nur durch specielle Untersuchungen und zumeist unter Anwendung besonderer erst noch zu erfindender Methoden festgestellt werden. Hier, bei der ersten Uebersicht über die zur Zeit als möglich in Betracht zu ziehenden

differenzirenden Correlationen kann blos auf solche Denkmöglichkeiten hingewiesen werden.

[Erörtern wir nun noch kurz beispielweise den eventuell möglichen Antheil, den die Theilauslese an der normalen Ontogenese nehmen kann oder richtiger im Laufe der Phylogenese (s. S. 232) gehabt haben kann.]

Während der Entwickelung ändern viele Theile ihre Beschaffenheit, indem sie zu den specifischen Geweben sich differenziren. Dabei kommt es vielleicht vor, dass Theile desselben [**499**] Gewebes in irgend einer für die Selbsterhaltung wichtigen Eigenschaft ungleich werden, so dass z. B. stärker wachsende, druckfestere Zellen andere in diesen Beziehungen schwächere direct hemmen oder ganz vernichten können; woraus dann eine vollkommenere Gleichartigkeit und höhere Selbsterhaltungsfähigkeit des ganzen Gewebes resultirt.

Ferner wechseln mit der weiteren Entwickelung die nachbarlichen Lebensumstände vieler Organe oder Organtheile und es werden diejenigen Bionten, welche in dieser Veränderung der Umgebung etwa nicht dauerfähig sind, direct absterben oder soweit geschwächt werden, dass sie von den stärkeren Theilen als Nahrung verwendet werden. Soweit solches unter den Zellen vorkommt, wird es sich mikroskopisch feststellen lassen und man kann, wie J. Kollmann[1]) mit Recht erwähnt, schon die Aufzehrung der Dotterzellen durch die Zellen des Keimes in diesem Sinne auffassen; soweit es aber blos lebensthätige Zelltheile betrifft, wird es schwer nachweisbar sein.

Wir wissen noch nicht, wie sich die „Selbstdifferenzirung“ der Theile und die „correlative Differenzirung“ der Theile gegen einander abgrenzen; aber soweit differenzirende Wirkungen von einzelnen Theilen auf ihre Umgebung ausgehen, können auch unter dieser alterirenden Wirkung nicht blos latente Unterschiede dieser Theile in wahrnehmbare

[1]) J. Kollmann, Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. Arch. f. Anat. u. Entwick. von His u. Braune. 1884 S 382.

verwandelt werden, wie bei der Sichtbarmachung des photographischen Bildes durch Uebergiessen der Platte mit schwefelsaurem Eisenoxydul, sondern es kann vielleicht mancher Theil unter dieser umändernden Einwirkung seine Selbsterhaltungsfähigkeit einbüssen, und so einfach ausgemerzt werden unter Uebrigbleiben der allein differenzirbaren und somit für die weitere Entwickelung brauchbaren Substanzen.

Zum Beispiel könnten an Stellen, wo öfters Zug einwirkt (s. I, S. 96), von verschiedenen, daselbst befindlichen Zellen vielleicht blos solche sich zu erhalten vermögen, welche sich durch Bildung zugfester Substanz, also *faserigen Bindegewebes*, gegen diese Einwirkung zu schützen vermögen; während da, wo neben Druck und Zug auch starke Verschiebung der Substanzschichten gegen einander (Abscheerung, s. Nr. 9, S. 131) [**500**] stattfindet, blos Zellen übrig bleiben, welche durch Bildung von *Knorpelgrundsubstanz*, als des geeignetsten Mittels, sich dagegen genügend zu schützen im Stande sind. Noch empfindlichere Zellen können sich durch Bildung starrer Intercellularsubstanz von *Knochengrundsubstanz* Ruhe verschaffen, aber nur an Stellen, wo sich bereits die für die Bildung dieser Substanz nöthigen Vorbedingungen: ein gewisser Schutz vor Abscheerung bei Wirkung reinen Druckes oder des Wechsels von reinem Druck und Zug vorfinden. [Zu diesem Schutz vor Abscheerung ist ziemliche Ruhigstellung der Gegend d. h. Schutz vor gröberen Deformationen nöthig, wie er in der Umgebung verkalkten Knorpels oder an der Oberfläche der knorpeligen Diaphysen sich findet; auch die Bildung faserigen Bindegewebes, welche ein Vorläufer des geflechtartigen Knochengewebes ist, dient in dieser Weise.]

So könnte an Stellen vermischten Muttergewebes doch ein durchaus [?] gleichartig differenzirtes Gewebe entstehen; und dasselbe würde sich nach der Theorie von der functionellen Anpassung zugleich zu der zweckmässigsten, das heisst der Localisation dieser Beanspruchung vollkommen entsprechenden Gestalt formen; denn die Entstehungsbedingung des Gewebes würde die

specifische Einwirkung sein, welcher Widerstand zu leisten zugleich die specifische Function dieser Gewebe ist[1]).

Die Ossificationsweise der knorpelig präformirten Scelettheile scheint manchen Fingerzeig nach dieser Richtung hin zu geben: einmal dadurch, dass die Knochenbildung am Mittelstück der länglichen Scelettheile und zwar als ein pheripherer Mantel, somit an der Stelle geringster Abscheerung bei Biegung des Scelettheiles, beginnt (Diaphyse), und zweitens, dass an den Gelenkenden die Ossification mitten im Innern des Knorpelstückes, also wiederum an der Stelle geringster Abscheerung vor sich geht (Epiphyse).

Ferner scheint auch die „Grösse der Epiphysen" in einem bestimmten Verhältniss zur Wirkungssphäre der an den Gelenken bei der Bewegung entstehenden Abscheerung zu stehen. Da je nach der Excursionsgrösse des Gelenkes, nach der Form und Dicke des Scelettheiles und nach der mittleren Grösse der Druckbelastung bei der Bewegung des Gelenkes ein mehr oder weniger grosses Stück des Knochenendes von den Abscheerungskräften erfasst und gegen das in eine Knochenschale gehüllte „Mittelstück", die Diaphyse, verschoben wird, so erklärt sich, dass z. B. am Kniegelenk dicke, am Ellenbogengelenk dünne Epiphysen sich finden, und dass die Epiphysen der Pfannen niedriger sind als die der Gelenkköpfe. Ebenso würde es verständlich sein, dass mit dem Wachsthum des Epiphysenkernes die „Gegenabscheerung" gegen die Diaphyse hin sich immer mehr auf eine dünne Schicht concentrirt; [**501**] und dass natürlich auch von beiden Abscheerungsflächen jeder Epiphyse das stärkste Wachsthum an derjenigen von ihnen stattfindet, welche von zwei Seiten her Nahrung bezieht, also an dem intermediären Epiphysenknorpel, nicht am Gelenk-Knorpel.

Ebenso lässt sich die „Gestalt und Localisation" der meisten „Apophysen" (so z. B. am Becken, am Schulterblatt, an

[1]) Zur Entstehung von typischen Gestaltungen sind aber, was nicht zu übersehen ist, schon bestimmte typische, wenn auch nur einfachere Gestaltungen als Vorbedingungen nöthig.]

den Wirbeln) diesem für die Epiphysen erörterten Gesichtspuncte unterordnen; die intermediären Epiphysen- und Apophysenlinien würden die Localisationsstellen der stärksten Abscheerung, also diejenigen Stellen bezeichnen, wo in Folge der Befestigung der Muskeln und ihrer Wirkung an dem Scelettheil die stärksten Verschiebungen paralleler Substanzschichten gegen einander stattfinden. Da Abscheerung der specifische Thätigkeitsreiz der Chondroblasten sein würde, so verstünde es sich von selber, dass an diesen Stellen das stärkste Knorpelwachsthum stattfände. Ferner erklärt sich bei unserer Annahme der Umstand, dass auch die kurzen Knorpel, sowie die Enchondrome und die Ecchondrosen von innen aus verkalken und ossificiren.

Es leuchtet ohne Weiteres ein, dass diese Ableitung der Bildung der Scelettheile ebenso zulässig ist, wenn die specifischen Bindesubstanzen nicht durch Auslese aus verschiedenen vermengten Blastemen entstanden, sondern wenn dieselben aus einem gemeinsamen Urblastem hervorgegangen sind, welches schon durchweg die Eigenschaft mitbrachte, auf die geschilderten specifischen Einwirkungen hin diese specifischen Gewebe hervorgehen zu lassen; und dass es dafür auch unwesentlich ist, ob die specifische Intercellularsubstanz von den Zellen aus gebildet wird oder direct in der Intercellularsubstanz des Urblastemes[1]) in Folge des Reizes sich bildet. Auch die noth- [**502**]

[1]) Für Abhängigkeit der Bildung des Bindegewebes und des Knorpels von äusseren Einwirkungen auf das Urblastem (den parablastischen Gewebekeim) hat sich schon His (Die Häute und Höhlen des Körpers 1865 S. 27, und Körperform 1874 S. 128) und zwar sehr apodiktisch ausgesprochen; dabei sind aber die specifischen functionellen Reize dieser Gewebe, welche er doch vermuthlich gleich wie ich als die Bildungsursachen hat supponiren wollen, nicht ganz zutreffend bezeichnet. So lässt er Bindegewebe ausser durch Zug auch noch durch Druck entstehen, obgleich es sich im normalen Individuum blos da findet, wo entweder reiner Zug stattfindet, oder wo die Verhältnisse derartig sind, dass einwirkender Druck sich in Zug umsetzen muss; Knorpel entsteht nach ihm da, wo gleichmässiger Druck oder Zug seitens der Nachbartheile auf die parablastischen Massen wirkt, nach H. Strasser (Entwickelung der Extremitätenknorpel 1879, S. 18) durch Druck und Zug, während M. Kassowitz (Die normale Ossification 1879, S. 206) schon Druck mit Reibung und Verschiebung als den specifischen Lebensreiz des Knorpels erkannt und sorgfältig begründet hat. Dagegen giebt letzterer Autor bezüglich der Ursachen der Knorpelverkalkung und jeder Art von Knochenbildung diesen Gesichtspunkt vollkommen auf und behauptet (a. a. O. S. 348), dass in letzter

wendige Reihenfolge des „Auftretens der Bindesubstanzen" bleibt dabei dieselbe.

Ein noch halb flüssiges Gewebe kann weder rein auf Zug noch rein auf Druck in Anspruch genommen werden; denn die weiche Substanz wird bei den Einwirkungen nachgeben, und es wird starke Verschiebung benachbarter Substanzschichten gegen einander, Abscheerung, eintreten. Jede Einwirkung wird sich dabei in unendlich viele Beanspruchungsrichtungen zerlegen. Es muss daher bei Zugeinwirkung zunächst ein faseriges Gewebe mit verwirrten Fasern in dem weichen Grundgewebe entstehen; und nur bei von Anfang an immer derselben Zugrichtung und schon geeigneterer Beschaffenheit des Urblastemes zur faserigen Bindegewebsbildung konnte relativ früh ein rein in der directen Zugrichtung als der Richtung stärkster Beanspruchung gelegenes specifisches Gewebe sich bilden.

Ebenso entsteht bei Druck auf ein weiches Gewebe zugleich starke Abscheerung, also ist die Bedingung für Knorpel gegeben.

Erst nach des Knorpels genügender Ausbildung kann, in Folge der ungleichen Localisation der Abscheerung, an den S. 228 charakterisirten Stellen der Verringerung der Abscheerung, zunächst die „Knorpelverkalkung", dann die „geflechtartige Knochenbildung" und nach dadurch hergestellter noch grösserer Ruhe und dadurch bedingter Reinheit der Zug- und Druckbeanspruchung die Bildung „lamellösen Knochens" einsetzen und letztere dann successive weiter schreiten, indem durch die vorhandene Knochenlage immer eine

Instanz doch immer das periostale und endostale Gefässsystem allein die äussere Form und die innere Architektur der Knochen bestimmten; und MURISIER (Arch. f. Experim. Pathologie Bd. 3) lässt Knochen durch Zug an dem Periost gebildet werden. Die allgemeinen Gesichtspunkte dieser Auffassung habe ich bereits, ehe ich die Ansichten dieser Autoren kannte, ausführlicher entwickelt (Kampf der Theile 1881 S. 176), mich daselbst aber noch der oben (S. 227) gegebenen Definition der specifischen Functionen der einzelnen Bindesubstanzen enthalten. Die ersten Keime derartiger Ableitung der Bindesubstanzbildung finde ich bei LUDWIG FICK (Ursachen der Knochenformen 1857), welcher auch schon (S. 9) „äusserste Ruhe und Abwesenheit aller Bewegung" (richtiger: „Verschiebung") als Vorbedingung der Knochenbildung für nöthig erachtet.

nächste Nachbarschicht „ruhig gestellt" wird; und dies so lange, bis endlich die Stellen stärkster Abscheerung neben den intermediären Epiphysenschichten erreicht werden und damit die Möglichkeit der Functionsberaubung des Knorpels durch den Knochen vorläufig [bis dieser Knorpel von selber alterschwach wird] ihr Ende erreicht.

[**503**] Trotz der Uebereinstimmung der so abgeleiteten Prädilectionsstellen mit den wirklichen Anfangsstellen der Knochenbildung und trotz des Umstandes, dass die Bindesubstanzenbildung im Embryo den von uns als nothwendig vorgezeichneten Weg in der That einhält, sprechen doch sehr gewichtige Thatsachen gegen die Gültigkeit unserer Ableitung für die „embryonale" Entwickelung. So einmal das Vorkommen ziemlich wohlgebildeter Phalangen in solchen sechsten Fingern, welche blos durch Haut, Nerven und Gefässe mit der Hand verbunden sind (und ich möchte nicht wagen, ohne besondere Untersuchungen anzunehmen, dass an diesen Stellen von den Muskeln kommende Sehnen erst nachträglich geschwunden seien); ferner das Vorkommen von ziemlich wohlgeformten Knorpeln, Knochen und Sehnen in muskellosen Extremitäten (Allessandrini, E. H. Weber), sowie in Epignathis, in Sacralteratomen, in Amorphis, die Bildung der Reit- und Exercirknochen, sowie die Myositis interstitialis ossificans progressiva und besonders die Ossification der Vogelsehnen. Eigens darauf gerichtete Untersuchungen werden erst die Entscheidung über den wahren Werth dieser Einwendungen zu bringen haben; dabei wird sich auch zeigen, ob in diesen „selbstständig" entstehenden Scelettheilen die Gewebe vollkommen normal gesondert sind, oder ob sich vielleicht atypische Gewebsvermischungen in ihnen besonders häufig vorfinden.

Es scheint, was Gegenbaur[1]) bezüglich der Entstehung der Gelenke bemerkt, allgemeinere Geltung zu haben; nämlich dass in der „embryonalen" Entwickelung Theile selbstständig angelegt und bis zu einem functionsfähigen Grade ausgebildet werden, welche phylogenetisch durch functionelle Anpassung (sowie Kampf der Theile oder andere Ursachen) ausgebildet worden sind.

[1]) C. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1883 S. 113.

Es scheinen die functionellen Reize blos noch für den Rest der Entwickelung, der in das eigentliche functionelle Leben selber fällt, nothwendig zu sein, wie ich das schon bei früherer Gelegenheit ausführlicher erörtert habe[1]).

Unsere Ableitung über die Entstehung der verschiedenen Bindesubstanzen und die Gestaltung aus ihnen kann danach *nur mehr eine „phylogenetische" Bedeutung* beanspruchen [**504**] und weiterhin vielleicht für das eigentliche „functionelle Leben" des Individuums, sowie für die Heilung der Knochenbrüche den Zusammenhang der Entwickelungsvorgänge bezeichnen; während dagegen die Periode der „ersten Anlage" und der ihr folgenden weiteren Ausbildung der Organe von „selbstständigen", d. h. den sich differenzirenden Theilen selber innewohnenden Bildungsenergien beherrscht ist, die aber wohl nur in den allgemeinen Zügen die von uns charakterisirten Bildungen nachahmen, und in den Feinheiten: in den Richtungen der Bälkchen der „*Wachsthumsarchitektur*", in der Gestalt der Epiphysenlinien etc. mannigfache Abweichungen erkennen lassen. Für diese Periode hat vielleicht die Auffassung Kassowitz' von der Bestimmung der Gestalt und Structur der Knochen durch das Gefässsystem (S. 229 Anm.) eine gewisse Gültigkeit.

3. Mechanische Massencorrelationen.

Eine dritte seit längerer Zeit als mitbetheiligt bei der embryonalen Entwickelung erkannte, aber gleichfalls in ihrem Wirkungsumfang noch nicht annähernd bestimmte Art differenzirender Correlationen ist die „mechanische Massencorrelation"[2]). Dieselbe ergiebt sich als nothwendige Folge theils des continuirlichen Zusammenhangs, theils des räumlichen Zusammengedrängtseins ungleich sich vergrössernder, verkleinernder oder sich umordnender Theile. Um dieses Princip richtig zu

1) Nr. 4, S. 52, S. 180 u. S. 201, Nr. 8, S. 5 u. 50.

[2) Mehrere Autoren citiren diese von mir eingeführte Bezeichnung zu kurz blos als: Massencorrelation. Die Definition siehe S. 240.]

verstehen und seine Wirkungen von denen der von uns sog. formalen Selbstdifferenzirung sondern zu können, muss etwas weiter ausgeholt und eine theoretische Skizze der Formenbildung vorausgeschickt werden, welche aber unserem gegenwärtigen beschränkten, blos auf die Topographie der Ursachen gerichteten Zwecke angepasst sein soll.

Eine der Betrachtung unterworfene Summe materieller Theilchen heisst ein „materielles System". Die Gesammtheit aller gegenseitigen Lagerungsbeziehungen dieser Theilchen heisst die „Configuration" des Systemes. Unter der „Form" des Systemes dagegen ist die gegenseitige Lagerung aller die Oberfläche des Systemes bildenden Theile zu verstehen.

Sofern es uns blos um die Kenntniss der jeweiligen Lagerung der die Oberfläche bildenden Theile des Systemes zu thun ist, kann die Form desselben für sich betrachtet werden; wenn wir aber auch nach der genauen Kenntniss der eventuellen Formwandlungen [**505**] streben, zugleich aber keine Garantie gegeben ist, dass immer dieselben Theile die Oberfläche bilden, sondern wenn es möglich ist, dass bei den Wandlungen auch innere Theile an die Oberfläche gelangen oder oberflächliche Theile in die Tiefe treten, so wird es für das Verständniss auch der blossen Formwandlungen nöthig sein, immer zugleich auch die Anordnung der inneren Theile, also im Gegensatz zur Form die „Structur" des Systemes mit in den Bereich der Betrachtung zu ziehen. Dies wird um so unerlässlicher, wenn zugleich auch die Erforschung der Ursachen der Formwandlungen das Ziel der Untersuchung sein soll. Es kann vorkommen, dass die Ursachen der Formänderung bald mehr in den oberflächlichen oder mehr in den inneren Theilen liegen. Wir werden uns daher zu bestreben haben, die Configuration aller Theile des Systemes in jeder Phase der Wandlung zu kennen und die Bahnen aller Theile zu verfolgen (s. S. 2).

Jede Formbildung ist blos eine Aenderung der früheren Anordnung der die neue Oberfläche des Systemes bildenden Theile; und ebenso ist jede neue Configuration blos als die Aenderung einer früheren Lagerungsbeziehung der Theile des ganzen materiellen

Systemes zu betrachten und abzuleiten. Die Lageänderung von Theilen zu einander vollzieht sich durch Bewegung eines oder mehrerer oder aller Theile.

Jede Aenderung des Bewegungszustandes eines Theiles kann nur unter Mitwirkung einer von aussen auf den Theil wirkenden Kraft hervorgebracht werden und nur unter einer der ihm ertheilten Beschleunigung gleich grossen und entgegen gerichteten Reaction. Wirkung und Gegenwirkung bilden zusammen ein „dynamisches System".

Zwei Theile können entweder in der Richtung ihrer Verbindungslinie eine Aenderung ihrer gegenseitigen Lage erfahren, oder zugleich resp. ausschliesslich rechtwinkelig zu dieser Linie gegen einander verschoben werden (s. Nr. 9, S. 131). Die Aenderung in der Richtung der Verbindungslinie, Näherung oder Entfernung, kann entweder durch die den Theilen selbst innewohnenden Kräfte bedingt sein, und ist dann als vollkommene *Selbstdifferenzirung* des materiellen Systemes zu bezeichnen; beide Theile bilden dann für sich zugleich ein dynamisches System. Oder [**506**] von aussen einwirkende Kräfte bringen diese Veränderung allein oder zum Theil hervor, wobei eine der Grösse des überwundenen Deformationswiderstandes entsprechende Vermehrung der Energie des durch die beiden Theile gebildeten Systemes stattfindet; und die Aenderung selber ist als correlative, s. *abhängige Differenzirung* zu bezeichnen. Das dynamische System dieser Veränderung umfasst ausser den beiden Theilchen noch die Theilchen, welche die Träger der zur Wirkung gelangten Aussenkraft gewesen sind.

Die gegenseitige Lageänderung der Theile in jeder zu ihrer Verbindungslinie rechtwinkeligen Richtung (Verschiebung oder „Abscheerung" der Theile) kann natürlich nur durch äussere Kräfte hervorgebracht werden.

Aeussere Kräfte können je nach ihrer Wirkung auf die beiden Theile sowohl ausserhalb wie auch innerhalb der Verbindungslinie der Theilchen gelegen sein.

Damit haben wir die Grundvorgänge für unsere zunächst blos topographisch causale Betrachtung genügend unterschieden

und zugleich die spätere Beziehung auf die bei den Aenderungen zu überwindenden Widerstände gegen Zug, Druck und Abscheerung (s. Nr. 9, S. 131) angebahnt.

Also nur Näherung und Entfernung der Theile kann sowohl durch Selbstdifferenzirung wie durch abhängige Differenzirung in unserem Sinne entstehen; Abscheerung der Theile gegen einander, gleich wie Drehungen und Verschiebungen des ganzen Systemes können nur als „*passive Differenzirungen*“ der Theile resp. des Systemes erzeugt werden. Doch können diese passiven Veränderungen zum Theil sofort als Selbstdifferenzirungen erscheinen, sofern wir den Umfang des betrachteten Systemes so erweitern, dass die vorher äusseren Kräfte jetzt mit zum System gehören.

Untersuchen wir nun mit Rücksicht auf unseren speciellen Zweck, 1. durch welche Configurationsänderungen anscheinend dieselbe complicirte Formänderung hervorgebracht werden kann, und 2. durch welche verschiedenen Anordnungen der Kräfte diese Configurationsänderungen bedingt sein können.

Nehmen wir als Beispiel eine complicirte Formänderung derjenigen Art, wie sie in der embryonalen Entwickelung häufig vorkommt, eine Faltung. Es wird genügen, die Biegung eines schmalen, [**507**] parallel contourirten Stabes aus elastischer Substanz zu untersuchen.

Dieser Stab kann erstens rein passiv durch äussere Kräfte gebogen werden, indem wir denselben am einen Ende in einen Schraubstock spannen und am anderen Ende rechtwinkelig zur Oberfläche eine Kraft wirken lassen, oder auch, indem einfach beide Enden des Stabes gegeneinander gedrängt werden. Die Formänderung wird bei genügender Elasticität des Stabes in beiden Fällen für die flüchtige Betrachtung die gleiche sein; und die Configurationsänderung ist der Hauptsache nach gemeinsam dadurch charakterisirt, dass auf der convexen Seite die Theile in der Biegungsrichtung von einander entfernt werden und zwar mit von aussen nach innen abnehmender Intensität, während auf der concaven Seite die Theile mit nach aussen

zunehmender Intensität einander genähert werden. Die Aussenkräfte vermehren die Energie des Stabes und bilden mit den Widerständen der Innenkräfte ein dynamisches System.

Genauer untersucht wird aber sowohl die äussere Gestalt wie die innere Structur des gebogenen Stabes in beiden Fällen in charakteristischer, auf die ungleichen Entstehungsursachen der Biegung hindeutender Weise verschieden sein; sowohl an den Angriffsstellen der Kräfte wie auch im übrigen Verlaufe des elastischen Stabes. Die Ungleichheiten an den Angriffsstellen kann man mit Hilfe der von mir angegebenen Methode der mechanischen Selbsterzeugung der Trajectorien (siehe Nr. 9, S. 127) deutlich sichtbar machen. Die Verschiedenheiten in dem Verbindungsstücke zwischen den Angriffsstellen treten mit dieser Methode wohl auch, aber weniger deutlich hervor; sie lassen sich indess leicht berechnen und bestehen im Wesentlichen darin, dass die neutrale Zone, in der Dehnung und Compression sich gegen einander abgrenzen, im letzteren Falle mehr gegen die convexe Seite hin verschoben ist, weil die Compression die Dehnung überwiegt. Wenn am einen Ende des Stabes die Aussenkräfte wegfallen, nimmt derselbe wieder seine gestreckte Gestalt an.

Es giebt [**508**] ausser den erwähnten beiden Arten der Vertheilung der äusseren Kräfte noch unendlich viele Combinationen von Aussenkräften, welche im Groben dieselbe Biegung hervorbringen können. So z. B. können die Kräfte auf den beiden Längsseiten des Stabes in verschiedenster Weise vertheilt sein; und es würde kaum im Bereiche der Möglichkeit liegen, selbst durch die genaueste Betrachtung blos der äusseren Form diese Anordnung genau zu bestimmen; während die Kenntniss der ganzen Configuration dies mit grösserer Sicherheit gestatten würde; sofern bekannt wäre, dass die Aenderung überhaupt blos die Wirkung äusserer Kräfte ist.

Eben dieselbe Formänderung kann aber auch aus der Wirkung von Kräften, welche den Theilen des Stabes innewohnen, entstehen. Wenn z. B. auf der einen Längsseite alle Theile sich stärker anziehen und daher activ einander nähern, auf der anderen Seite aber einander abstossen und sich von einander

entfernen, so wird der Stab sich nach ersterer Seite hin concav biegen. Bei geeigneter Vertheilung dieser anziehenden und abstossenden Kräfte könnten sogar auch an denjenigen Stellen, welche die Angriffsstellen bei der passiven Deformation bildeten, ganz dieselben Configurationen der Theile entstehen wie bei der passiven Deformation; nur müssten dann vorliegenden Falles die unendlich zahlreichen Verschiedenheiten in der Kraftvertheilung alle einzeln durch entsprechend zahlreiche besondere Kraftgrössen der Theilchen verursacht sein, während sie passiven Falles alle mit einem Male von blos zwei Ursachen aus erzeugt werden. Würden wir eine derartige Uebereinstimmung in der Configuration vieler Theilchen gefunden haben, dass sie alle von blos zwei Ursachen ableitbar wären, so würden wir wohl eine gewisse Neigung hegen, die zwei entsprechenden Kräfte auch als die Ursache derselben anzunehmen. Die gegenwärtige Erörterung weist uns aber darauf hin, dass mit dieser Annahme die Entstehungsmöglichkeiten noch nicht erschöpft sind.

Je nach der Anordnung und Natur der den Stab biegenden inneren Kräfte könnte die Vertheilung von Wirkung und Gegenwirkung derartig sein, dass z. B. bei der geringsten Verletzung des aus eigenen Kräften gebogenen Gebildes dasselbe in seinem ganzen Verlaufe sich wieder ein wenig oder mehr oder ganz streckt, ähnlich wie eine [**509**] Bologneser Glasthräne beim Abbrechen ihrer Spitze ihre ganze Gestalt total verliert (wobei sie sich in zahllose Stückchen zersplittert). Solches Verhalten würde ein Zeichen sein, dass der ganze gebogene Stab ein einziges dynamisches System bildet. Andererseits könnte vielleicht z. B. blos ein Drittel des Stabes nach Verletzung sich strecken, und das Gleiche bei weiterer Verletzung des noch gebogenen Theiles eintreten. Diese durch eine Verletzung entspannten Systeme könnten sich allemal nach beiden Seiten von der Verletzungsstelle gleich weit verbreiten; oder aber sie könnten eine feste Lagerung am Stabe haben, derart, dass bei Verletzung irgend einer Stelle, z. B. des mittleren oder eines äusseren Drittels, immer dieses ganze Drittel sich streckt, wonach dann der ganze Stab als aus drei geschlossenen, für sich bestehenden und blos aneinander gereihten Systemen gebildet, aufzufassen wäre.

Oder umgekehrt, der gebogene Stab lässt sich in beliebig kleine Stückchen zerlegen, ohne dass eines derselben seine der Biegung des Ganzen entsprechende Gestalt ändert, ein Beweis, dass in jedem kleinsten Stückchen die Kräfte sich im Gleichgewichte befinden, dass die Bezirke von Wirkung und Gegenwirkung unendlich klein sind.

Ferner könnte dieselbe Form des Stabes durch Thätigkeit innerer Kräfte blos auf „einer" Längsseite stattfinden. Indem z. B. auf einer Seite alle Theile sich gegenseitig mit der nöthigen Kraft anziehen, werden sie unter passiver Dehnung der anderen Seite das Gebilde gleichfalls krümmen. Der Stab zerfällt dann in einen Bezirk der Selbstdifferenzirung, welcher zufolge seines Zusammenhanges mit einem anderen Bezirke diesen passiv deformirt; die Aenderung des ganzen Stabes ist gleichwohl aber als Selbstdifferenzirung desselben zu bezeichnen. Für die äussere Betrachtung wird es nicht möglich sein, den Sitz der activen Deformation zu ermitteln; wohl aber mit Hülfe des Experimentes: schneiden wir den Stab auf der concaven Seite an, so wird er sich an dieser Stelle strecken; wird er auf der convexen Seite angeschnitten, so wird er sich an der Verletzungsstelle noch stärker krümmen und uns so einen Schluss auf die Vertheilung der deformirenden Kräfte gestatten. Ist aber das Material nicht genügend elastisch, so wird sich die passiv deformirte Zone an die Deformation innerlich anpassen, und der Effect beim Anschneiden bleibt aus. In [**510**] gleicher Weise kann der Stab durch active Ausdehnung einer Seite gebogen werden, wobei natürlich die Sehne des gebildeten Bogens eine etwas grössere sein wird als im umgekehrten Falle. Auch bei dieser correlativen inneren Differenzirung können geschlossene dynamische Systeme gebildet werden, je nach Anordnung der activen Kräfte; so dass die Biegung gleichsam so erfolgt, als hätten sich in einer in gerader Linie aneinander gefügten Reihe von Bausteinen alle Steine nach derselben Seite hin keilförmig zugeschärft; dies z. B. wenn ein Theil der Massentheilchen einer Längsseite gegen die andere hin translocirt worden ist.

Dieselbe Biegung des Stabes kann natürlich auch durch

Combination äusserer und innerer Kräfte hervorgebracht werden. Strebt z. B. der Stab sich der Länge nach auszudehnen und wird daran durch seitliche Widerlager gehemmt, so entsteht ein Bogen, an dessen Bildung beide Ursachen gleichen Antheil haben, so dass die Unterscheidung von Vorbedingung und specifischer Ursache nicht zu machen ist. Hat aber der Stab eine dünne Stelle, welche sich daher am stärksten biegt, so ist für diese Ungleichheit der Biegung die specifische „Ursache" also innerhalb des materiellen Systemes gelegen, und die Aussenkräfte waren blos die „Vorbedingung" dieser specifischen Biegung. Auch in diesem Falle wird beim Wegfall der Aussenkräfte der elastiche Stab sich wieder strecken.

Es erhellt aus dieser kurzen Uebersicht, dass es ausserordentlich schwer sein wird, aus der blossen Beobachtung einer Formänderung auf die Vertheilung der Ursachen derselben zu schliessen, und dass eine positive Gewissheit durch diese im wahren Sinne des Wortes „oberflächliche" Methode überhaupt nicht zu gewinnen ist. Eine etwas grössere Wahrscheinlichkeit richtiger Beurtheilung wird durch die Hinzunahme der Betrachtung der „inneren Umordnungen" angebahnt.

Die organischen Gebilde, deren Formwandlungen wir zu untersuchen haben, besitzen durch ihre Zusammensetzung aus lauter einzelnen Bausteinen, den Zellen, in der Gestalt und Anordnung dieser Elemente eine Structur, deren Veränderungen bei gehöriger Vorsicht manche Schlüsse auf die Ursachen stattfindender Deformationen der aus ihnen zusammengesetzten Gebilde gestatten. Je [**511**] nach der Richtung und Vertheilung der umgestaltenden Kräfte, nach dem Lageverhältniss der activen und passiven Theile zu einander, wird diese Structur durch verschiedene Umgestaltung und Umordnung der Elemente eine verschiedene Aenderung erfahren können. In der genauen Verfolgung dieser structurellen Aenderungen ist somit ein Mittel gegeben, einen weiteren Einblick in den eigentlichen „Vorgang" der Formbildung zu erlangen und gewisse Schlüsse auf die Localisation und Richtung der die Bildung bewirkenden Kräfte zu ziehen. Es war daher ein

grosser Fortschritt unserer Kenntniss und Erkenntniss dadurch angebahnt worden, dass His[1]), welcher zuerst die mechanische Correlation als ein wichtiges formbildendes Princip der individuellen Entwickelung in ausgedehntem Maasse zur Erklärung verwandt hat, auch zuerst die Beschaffenheit der Structur in solchem Sinne beobachtete und verwerthete, worin ihm dann H. Strasser[2]) u. A. nachgefolgt sind. Bis jetzt hat sich indess diese Verwerthung blos auf die einfachsten, ohne eine besondere Theorie verständlichen Bildungen beschränkt. Bei der in den Organismen vorhandenen, durch Wachsthum, Vermehrung, Wanderung, passive und vielleicht auch noch active Gestaltung der Zellen gegebenen grossen Zahl von Möglichkeiten, wird die weitere Ausnutzung dieses Principes mit grossen Schwierigkeiten verbunden sein und nicht ohne eingehende analytische Untersuchung möglich sein.

Wir sahen, dass durch Ausdehnung oder Zusammenziehung von circumscripten Theilen einer grösseren Masse, diese letztere auf grössere Strecken hin oder in ihrer Totalität deformirt werden kann. Die passive Umformung von Theilen, durch sich ändernde Nachbartheile, sowie auch die passive Formung activ sich ändernder Theile durch äussere, der intendirten Aenderung Widerstand leistende Theile wollen wir als „**mechanische Massencorrelation**" bezeichnen siehe auch S. 253).

Vorkommen mechanischer Massencorrelation im Embryo.

Es ist nun die Frage, ob, und eventuell, wie weit solche Correlationen bei der embryonalen Entwickelung vorkommen und form-[**512**] bildend betheiligt sind.

Ungleiche Vergrösserung zusammenhängender, rings umschlossener Theile ist von His vielfach nachgewiesen; also müssen Faltenbildungen u. dergl. gleichfalls stattfinden. Daraus folgt nun aber noch nicht, das die Falten passiv unter Vermittlung durch einen

[1]) W. His, Unsere Körperform 1874.

[2]) H. Strasser, Zur Entwickelung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morphol. Jahrbuch 1879 Bd. 5.

äusseren Ausdehnungswiderstand erzeugt worden seien; sondern es kann mit der Vergrösserung zugleich aus eigenen inneren Kräften das Material sich so umordnen, dass es sich von selber biegt, wie vorstehend ausführlich erörtert worden ist; dabei wird dann der Widerstand der Seitentheile gar nicht für die Deformation in Anspruch genommen, sondern, was wohl davon zu trennen ist, nur für die Rückwirkung der eventuell dabei stattfindenden Verschiebung des Massenmittelpunctes des sich umformenden Theiles. Sofern aber die Ausbiegung nur durch den seitlichen Dehnungswiderstand bedingt ist, so muss die Biegung eine ganz bestimmte, von der Elasticitätsgrösse des Materiales an jeder Stelle, ferner von der Dicke dieser Stellen u. s. w. abhängige werden. Sofern eine Uebereinstimmung der Biegungsform mit diesen Factoren nicht vorhanden ist, ist dies ein Beweis, dass wenigstens noch andere Kräfte als der äussere seitliche Widerstand die Formbildung beeinflusst haben müssen.

Die Versuche, welche ich bisher zur Entscheidung dieser Fragen gemacht habe, sind noch sehr wenig zahlreiche und hatten zumeist blos den Zweck, die thatsächliche Richtigkeit einiger bezüglicher Angaben von W. His zu prüfen.

His leitet seine bezüglichen Urtheile nur aus descriptiven Beobachtungen der Vorgänge und aus einem directen Experimente am Keime ab, durch welches er feststellte, dass die Keimblätter überhaupt elastisch sind. Er bestimmt die formalen Vorgänge möglichst genau durch Zeichnung und Messung und sucht dann nach der einfachsten Ursache, durch welche die Formwandlungen hervorgebracht werden kann. Die einfachste Ursache einer Biegung bilden, wie wir gesehen haben, äussere biegende Kräfte und nächstdem die Ausdehnungshemmung durch äussere Widerstände. So kommt His dahin, die meisten Formen von derartigen, grösstentheils ausserhalb der geformten Theile gelegenen Ursachen abzuleiten (Körperform, Brief 4—6).

[**513**] So empfehlenswerth es im Allgemeinen ist, nach den einfachsten Ursachen einer Erscheinung zu suchen, so ist es in

ganz neuen Verhältnissen, wie bei den in ihrem Wesen noch unbekannten embryonalen Vorgängen, doch sehr gewagt, die „einfachsten" Ursachen ohne Weiteres auch für die „wirklichen" Ursachen anzusehen.

Ausserdem aber gilt der Satz von der einfacheren Erzeugung von Biegungsformen durch „äussere" Kräfte nur für die „regelmässigsten" Formen und auch da nur sehr bedingt. Sobald es sich aber um die Herstellung ganz bestimmter complicirter Formen handelt, werden die Bedingungen für die „äusseren" Kräfte und für die Beschaffenheit des umzuformenden Materiales ebenso complicirte oder leicht noch complicirtere, als für die Gestaltung durch den zu formenden Theilen selber innewohnende Kräfte. Um innerhalb einer Platte eine ganz bestimmt geformte Ausbiegung durch ausserhalb der Biegungsstelle aber noch in der Platte selber gelegene Kräfte hervorzubringen, wäre neben einer sehr bestimmten und entsprechend mannigfachen Vertheilung dieser Aussenkräfte eine ebenso bestimmte und mannigfache Beschaffenheit des zu formenden Plattentheiles in seiner Dicke und Elasticität nothwendig; und bei der geringsten Aenderung dieser Eigenschaften des zu biegenden Theiles würde derselbe eine andere, atypische Form erlangen. Dieses Princip der Gestaltung ist somit ein sehr unsicheres und wird in der Technik deshalb für sich allein nicht verwandt. Dasselbe gilt aber auch für die Biegung sich ausdehnender Theile blos durch Stauung gegen äussere Widerstände.

Die Dicke und Elasticität der Theile werden zwar von His bei der allgemeinen Erörterung der Formbildung als wichtige Componenten aufgeführt, aber bei der speciellen Ableitung der einzelnen Formen wird die erstere nicht genügend, die letztere gar nicht speciell berücksichtigt. So wird nicht gewürdigt, dass bei den wichtigsten Biegungen, denen zur Bildung der Medullarfalten zum Schluss des Medullarrohres, ferner bei der Bildung der Kopfanlage die Biegung an dickeren, oder gerade an den dicksten Stellen der Platte stattfindet; während doch, bei passiver Erzeugung der Biegung durch Ausdehnungswiderstand, die Biegung ceteris paribus an den dünnsten Stellen erfolgt. So spricht

His noch in seiner jüngsten bezüglichen [514] Abhandlung[1]) von einer „mechanischen Verdünnung" der ventralen Wandung des Medullarrohres bei der Erhebung der Seitentheile des letzteren zum Schlusse des Rohres. Danach müsste die Erhebung der Seitentheile passiv erfolgen, was im vorderen Theile des Medullarrohres nur durch einen Druck von Seiten des daselbst fünfmal dünneren Hornblattes möglich wäre. Die Substanz des Hornblattes müsste deshalb eine 25mal grössere Elasticität besitzen als die der ventralen Wandung des Medullarrohres, eine Voraussetzung, welche jedenfalls besonders zu beweisen wäre. Desgleichen ist kein Versuch gemacht, die bei solchen passiven Formungen entstehenden, weit ausgebreiteten Spannungen innerhalb der Platte, deren His zwar gedenkt, wirklich nachzuweisen.

Hat His mit Recht aus seinen genauen Messungen über das ungleiche Wachsthum der Theile auf die Nothwendigkeit eintretender Biegungen geschlossen, so konnte er natürlich nicht soweit gelangen, nachzuweisen, dass gerade im Einzelnen diejenigen Formen entstehen mussten, welche dem betreffenden Embryo eigen sind; indem aber die Schlüsse bis auf diese speciellen Formen ausgedehnt werden, kommt in die Conclusio eine Bestimmung, die in der Prämisse nicht enthalten war.

His übergeht ferner, dass der Causalnexus der von ihm ermittelten Massenumlagerungen, wie aus unserer obigen allgemeinen Darlegung hervorgeht, auch gerade der „umgekehrte" des von ihm angenommenen sein kann; indem nämlich die Tendenz zur Biegungsformation einer Stelle gerade das Primäre sein und in ihrer Bethätigung vielleicht sogar passiv durch Dehnung das nöthige Wachsthum der Umgebung veranlassen kann; und dass zwischen diesen beiden extremen Fällen eine unendliche Reihe von Möglichkeiten liegt, über deren wirklichen Antheil an der Entwickelung nur das Experiment, nie aber die Messung der stattfindenden Massenumlagerungen entscheiden kann; denn diese selben Massenumlagerungen

[1]) W. His, Ueber das Auftreten der weissen Substanz und der Wurzelfasern am Rückenmark menschlicher Embryonen. Arch. f. Anat. und Entwickelungsgesch. 1883 S. 165.

können, wie wir gesehen haben, in Bezug auf das Umgelagerte ebensowohl active wie passive sein. Eine derartige Auffassung ist schon in der Ausführung PANDER's[1]) enthalten, welcher sagt, dass [515] seine Leser sich „wo von den Faltungen der Keimhäute die Rede ist, nicht leblose Membranen vorstellen sollen, deren mechanisch gebildete Falten nothwendig sich über die ganze Fläche verbreiten, ohne sich auf einen bestimmten Raum beschränken zu lassen; denn dieses müsste unvermeidlich zu irrigen Ansichten führen. Die die Metamorphose der Häute bedingenden Falten sind vielmehr selbst organischen Ursprungs und bilden sich an dem gehörigen Orte, sei es nun durch Vergrösserung der dort schon vorhandenen oder durch ein Hinzutreten neuer Kügelchen, ohne dass dadurch der übrige Theil der Keimhäute verändert würde".

Wenn ich hier im Einzelnen den Ausführungen HIS' mehrfach entgegengetreten bin, so will ich nicht unterlassen zugleich auszusprechen, dass ich trotzdem das grosse Verdienst zu würdigen weiss, welches HIS sich durch sein energisches Bestreben und die fleissige Arbeit für die Begründung einer causalen Auffassung und Erkenntniss der individuellen Entwickelungsvorgänge erworben hat.

Versuche über die Wirkung passiver Deformationen auf den Embryo und über den „Selbstschluss" des Darm- und Medullarrohres.

Um den Embryo direct auf die eventuellen, bei passiver Biegung entstehenden, über grosse Flächen verbreiteten Spannungen zu prüfen, zerschnitt ich lebende Froschembryonen im Stadium der Medullarfurche quer und der Länge nach in viele Stücke; an keinem Stücke aber war eine Formänderung wahrnehmbar. Dasselbe war, wie vorn erwähnt, bei den grossen Entspannungsschnitten und bei der Bildung von Zungenlappen an noch weiter lebenden Froschembryonen der Fall, soweit nicht zugleich passive Deformationen künstlich hervorgebracht worden waren; auch hier fand keine Ausgleichung der Medullarfalten statt. Dies beweist,

[1]) PANDER, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens. 1817. S. 40.

dass jedes der so hergestellten *Stücke dieser Formen in „innerem Gleichgewichte“ sich befand.*

Daraus folgt aber noch nicht, dass sie nicht durch passive Umformung entstanden seien. Denn sofern eine sehr vollkommene Anpassungsfähigkeit des Materiales an solche passive Umformung vorhanden ist, so braucht in jedem Momente nur ein *minimaler Ueberschuss von Zwang* vorhanden zu sein.

Zur Prüfung auf derartige, hochgradige Anpassungsfähigkeit des Embryo wurden die Embryonen innerhalb ihrer Gallerthülle durch Einklemmen zwischen Nadeln verbogen. Wenn die Nadeln nach der Deformation sofort wieder entfernt wurden, so nahm der Embryo sogleich wieder seine frühere Gestalt an; blieben sie da-[**516**]gegen nur einige Stunden stecken, so war die Deformation schon eine zunächst bleibende geworden und wurde erst im Laufe mehrerer Stunden wieder rückgängig gemacht; ein Beweis, dass bereits innere Anpassung an die neue Form eingetreten war, welche aber im Laufe der weiteren Entwickelung, vielleicht durch die bei der Deformation gehemmten, die normale Gestalt intendirenden[1]) Wachsthumskräfte wieder ausgeglichen wurde.

Die so erwiesene rasche vitale Anpassungsfähigkeit

[[1]) Da His an dieser Fassung, dass die durch äussere Einwirkung hervorgebrachte und erst im Laufe mehrerer Stunden nach dem Aufhören der Einwirkung allmählich wieder rückgängig gemachte Deformation durch die „die normale Gestalt intendirenden Wachsthumskräfte“ wieder ausgeglichen werde, Anstoss genommen hat, (Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abth. 1894, S. 52), so sei statt der „intendirenden“ Wachsthumskräfte: auf die Herstellung der normalen Form „eingestellten“ Wachsthumskräfte gesagt. Wir sehen häufig, dass ein durch Nahrungsmangel im Dickenwachsthum zurückgebliebenes Kind, oder ein durch mechanische Einwirkung am normalen Wachsthum gehemmter Theil eines jugendlichen Organismus nach dem Wegfall dieser Ursache rasch das Versäumte nachholt; woraus zu schliessen ist, dass die durch den Keim übertragenen immanenten Wachsthumsgrössen durch eine zeitliche Hemmung ihrer Bethätigung nicht vernichtet werden. Der von His herausgezogenen „elastischen Nachwirkung“ kann bei dieser Langsamkeit der Rückbildung des Groben unserer Deformation nur ein ganz untergeordneter Antheil zukommen, da, soweit Elasticität betheiligt ist, das Grobe der Deformation rasch nach dem Aufhören der deformirenden Kraft wieder rückgängig gemacht wird.]

der Embryonen an erzwungene Deformationen in der Periode der raschesten Differenzirung hat mich nicht gewundert.

Aber es überraschte mich weiterhin zu sehen, dass auch befruchtete ungefurchte sowie in der ersten Furchung begriffene Froscheier, welche doch aus fast flüssigem Materiale bestehen, durch obige Methode zu einer den Zwang überdauernden Aenderung ihrer Gestalt veranlasst, z. B. drei- oder viereckig gemacht werden konnten[1]. Dabei zeigte sich aber, dass die Eier unter der Wirkung dieses Zwanges leicht abstarben.

Diese Versuche, nebst einem gleichfalls an Froschembryonen vorgenommenen Versuche über die Entstehung der Rautengrube wurden bereits vor zwei Jahren (1882) angestellt, und die Absicht, weitere Versuche an Hühnerembryonen vorzunehmen, war in Vergessenheit gerathen. Erst jetzt im Oktober bei der Ausarbeitung dieser Schrift wurde ich wieder daran erinnert, und versuchte das Versäumte nachzuholen; aber von allen in dieser späten Zeit noch bebrüteten Eiern entwickelten sich blos einige wenige, an welchen ich die folgenden Beobachtungen machte.

Ein Hühnerembryo von 40 Brütstunden mit am Kopf- und Halstheil geschlossenem Medullarrohr wurden durch seitliche, der Medianlinie parallele Schnitte aus der Umgebung ausgelöst und herausgenommen. Obgleich auf der einen Seite nur noch ein Stück Seitentheil von der Breite des Medullarrohres neben diesem letzteren, auf der anderen Seite aber fast nichts vom Seitentheil des Embryo mehr vorhanden war, breiteten sich die noch unvereinigten Theile der Medullarwülste doch nicht seitlich aus; auch nicht, nachdem die hintere Hälfte des Embryo mit dem noch offenen Medullarrohr von der vorderen geschlossenen Hälfte getrennt worden war. Vorgenommene momentane Verbiegungen des Embryo glichen sich immer sofort wieder vollkommen aus.

[**517**] Bei einem anderen Embryo mit noch breiterem Anhang der Urwirbel und Seitenplatten, sowie bei einem in toto herausgenom-

[1]) Dies deutet wohl auf eine grosse morphologische Anpassungsfähigkeit der Ei- resp. Furchungszelle, speciell der Eirinde hin, die sich ja auch in der raschen Neubildung der letzteren bei den Furchungen selber bekundet.]

menen Embryo wurden von den beiden Seiten her die Seitentheile gegen das noch offene Medullarrohr hingedrängt, um es entsprechend His' Annahme dadurch zu verengen, resp. zum Schluss zu bringen. Aber es bogen sich nur die Seitentheile in sich ohne Effect für das Medullarrohr; und erst als die Falten dieser Theile direct an die Urwirbel und diese dadurch an die Medullarwülste angepresst wurden, wurden auch diese letzteren einander genähert. Also ein Beweis, dass die Seitentheile viel biegsamer sind als das Medullarrohr und daher letzteres nicht passiv verengen können.

Diese Embryonen wurden zuletzt in viele Stücke zerschnitten, doch änderte keines derselben erkennbar seine Gestalt. Bei einem weiteren Embryo aber rollte sich der rechte Seitentheil des Hornblattes längs des noch offenen hinteren Theiles des Medullarrohres dorsal medianwärts ein und bedeckte so die Medullarfurche.

Alle folgenden Embryonen wurden aus dem Eie sofort in erwärmte physiologische Kochsalzlösung übertragen, während die bisher erwähnten nur in Brunnenwasser von Zimmertemperatur gethan worden waren.

Ein Embryo von 35 Brütestunden, mit noch ganz offenem Medullarrohr, zeigt blos vorn in einer kleinen Strecke die Medullarwülste schon bis zur Berührung genähert. Die deutliche Erhebung der Wülste erstreckt sich blos bis zum ersten Urwirbel nach hinten. Die Seitentheile sind jederseits nur in einer Ausdehnung von der Breite der Medullarfurche mit herausgenommen. Trotzdem wird keine seitliche Verbreiterung der Medullarfurche durch den Wegfall des von His vermutheten seitlichen Druckes bemerkbar. Eine Viertelstunde nach der ersten Beobachtung erstreckt sich die Erhebung des Medullarwulstes bis zum vierten Urwirbel, und im Bereiche des vorderen Theiles des Medullarrohres haben sich die Ränder desselben erheblich genähert, an einer gemessenen Stelle von 0,23 mm auf 0,05 mm. So wurde also eine weitere Erhebung und Näherung der Medullarwülste direct beobachtet, nachdem die Seitentheile des Embryo abgeschnitten worden waren; ein Beweis, dass diese Vorgänge

unabhängig von diesen Seitentheilen [**518**] vor sich gehen können, also wohl „Selbstdifferenzirung" der sich umformenden Theile des Medallarrohres darstellen, da die Urwirbel im vorderen Theile des Embryo gleichfalls nicht die nöthigen Bedingungen für geeignete Beeinflussung des Medullarrohres darbieten[1]).

Die Entstehung der Rautengrube leitet His von der Brückenkrümmung, von der dorsalwärts concaven Biegung des primären Hinterhirnes ab, auf Grund der ähnlichen Form, welche ein der Länge nach etwas aufgeschlitzter Gummischlauch zeigt, wenn er gegen den Schlitz hin concav gebogen wird.

Um die Richtigkeit dieser Auffassung zu prüfen, hatte ich zunächst Froschembryonen verwendet, obgleich diese normal eine besonders kleine Brückenkrümmung und schmale Rautengrube haben. Ich bog lebende Embryonen mit noch offener Medullarfurche dorsalwärts um bis zum rechten Winkel; aber es entstand nur eine sehr geringe Abflachung und seitliche Verbreiterung der Medullarwülste. Ein Embryo, welcher über Nacht in einer Lordose von 90° erhalten worden war, hatte am andern Morgen diese Gestalt bleibend angenommen; das Medullarrohr war noch offen, zeigte aber keine Rautengrube. Ich weiss nicht, ob er nicht vielleicht sehr bald abgestorben war. Es ist zu bemerken, dass bei Froschembryonen sehr häufig erhebliche Lordosen durch Raumbeengung innerhalb der Gallerthülle sich ausbilden, ohne dass eine Bildungsabweichung des Medullarrohres, etwa Wiederaufplatzen desselben mit nachträglicher Bildung einer Rautengrube im Lendentheil entstünde.

Die Experimente an den wenigen Hühnerembryonen dieses Herbstes ergaben folgende Resultate.

Der obige erste Embryo mit noch im Ganzen offenem, vorn aber schon im Schlusse begriffenen Medullarrohre wurde, in Wasser von Zimmertemperatur befindlich, in seinem Halstheil um etwa 90° rückwärts gebogen, ohne dass jedoch eine wesentliche Verbreiterung der Medullarfurche an der Stelle entstand. Nach dem Aufhören der biegenden Einwirkung schnellte er wieder

[1]) Weiteres Beweismaterial für den „Selbstschluss" des Medullarrohres bietet die Gestalt der Semimedulla dorsalis lateralis dar, s. Nr. 22, S. 144.]

in seine frühere Form zurück. Dasselbe Resultat ergab der obige Embryo mit schon in der vorderen Hälfte geschlossenem Medullarrohr. Erst nach mehrmals wiederholter Rückwärtsbiegung um viel über 90^0 platzte unterhalb der Ectoderm das Medullarrohr auf.

[**519**] Der letzte obige Embryo wurde, nachdem er unter meinen Augen das Medullarrohr weiter ausgebildet hatte, im hinteren Kopftheil 90^0 rückwärts gebogen, ohne dass die Medullarwülste seitlich auseinander wichen, wie es an einem aufgespaltenen Gummirohr bei gleicher Biegung geschieht.

Aus diesen Versuchen ergiebt sich also übereinstimmend, dass die Massenanordnungen bei diesen Hühner- und Froschembryonen nicht derartig waren, dass sich nach His' Vermuthung durch solche Rückwärtsbiegung rein „passiv“ eine Rautengrube erzeugen liesse.

Gleichwohl ist nicht zu verkennen, dass in einer solchen Biegung eine mechanische Tendenz zu einem Auseinanderweichen der seitlichen Wülste vorhanden ist, welcher aber durch den Widerstand der äusseren Nachbarschaft mehr oder weniger das Gleichgewicht gehalten werden kann. Nachdem aber die forterhaltene Biegung 15 Minuten ohne deformirenden Erfolg geblieben war, bemerkte ich, dass sich auf einmal das Medullarrohr an der Biegungsstelle seitlich verbreiterte, und dass eine ähnliche Verbreiterung auch mitten im Kopftheil, welcher nach rückwärts convex gebogen war, stattfand; innerhalb weiterer 4 Minuten wurde dann bereits das Maximum der Erweiterung erreicht und eine vorher gemessene Stelle hatte sich dabei von 0,03 mm auf 0,13 mm verbreitert.

Ein anderer Hühnerembryo mit einem am Kopftheil bereits geschlossenen, in der hinteren Hälfte im Schlusse begriffenen Medullarrohr wurde in der gleichen Weise im Kopftheil convex, im hinteren Halstheil aber erheblich über einen rechten Winkel, etwa 150^0, concav rückwärts gebogen, beides gleichfalls ohne momentanen erweiternden Effect auf das Medullarrohr. Nach einiger Zeit jedoch öffnete sich der mittlere Kopftheil des Rohres

unterhalb des Ectoderm und die Augenblasen erlangten ganz abnorme Gestalt; weiter caudal, etwa in der dorsal vom aboralen Herzrand gelegenen Gegend des Medullarrohres *bildete sich eine wohlgeformte, durch scharf abgeknickte Seitwärtsbiegung der Medullarwülste ausgezeichnete „Rautengrube" aus.* Kopfwärts davon waren die Medullarwülste noch ein zweites Mal seitlich ausgebogen, aber an nicht vollkommen symmetrisch gelegenen Stellen, so dass diese zweite Oeffnung des Medullarrohres eine mehr schlanke, rhomboide Form darbot (siehe S. 252).

An diesen Fall schliesst sich wohl das oben erwähnte Vorkommniss von seitlicher Ausbiegung der Medullarwülste in der [**520**] mittleren Rumpfgegend bei stark lordotischen Froschembryonen an, deren Eier während der Furchung angestochen waren (S. 167, Nr. 116; S. 178, Nr. 112 und S. 172, dritter Embryo); auch in diesen Fällen war typische Rautengrubenform vorhanden [1]).

Das letzte entwickelte Ei war unzweifelhaft schon von der Henne bebrütet; denn es bot nach 36stündiger künstlicher Bebrütung einen Embryo von etwa 60 Brütstunden dar; dieser wurde daher blos zu Verbiegungsversuchen verwandt. Der Embryo bekundete wie alle früheren Embryonen eine sehr vollkommene Elasticität und kehrte nach jeder momentanen Deformation rasch zu seiner normalen Gestalt zurück.

Jede Verbiegung jedoch, welche 5 Minuten lang (NB. im warmen Wasser) passiv erhalten worden war, zeigte sich als bereits durch innere Anpassung für einige Zeit fixirt. Der Embryo, an welchem die Seitentheile ziemlich breit, etwa in doppelter Medullarrohrbreite jederseits erhalten waren, überlebte die Herausnahme aus dem Eie um zwei Stunden. Der hinterste Theil des Embryo war bei einer ungeschickten Manipulation halb abgequetscht worden und wurde deshalb ganz abgetrennt.

[1]) Dieselbe konnte aber hier umgekehrt auf Hemmung des nachträglichen Schlusses der Asyntaxia beruhen; ganz abgesehen davon, dass an dieser Stelle stets der nachträgliche Schluss am spätesten erfolgt (s. S. 185, Anm.), also blos die besondere seitliche Verbreiterung auf Hemmung durch die Lordose gedeutet werden kann.]

Einige Zeit nach der Herausnahme fiel mir auf, dass sich an einer Stelle die Seitentheile von beiden Seiten her ventral bis fast zur Berührung genähert hatten. Ich vermuthete zunächst, dass es eine bleibend gewordene unbeabsichtigt vorgenommene passive Aenderung sei. Es wurde nun jede weitere Beeinflussung vermieden, und es zeigte sich, dass sich die seitlichen Wandungen einander immer mehr näherten, sich fest zusammenschlossen bis zur Berührung, dann noch weiterhin zur Vereinigung des so gebildeten Enddarmes und zwar derart, dass die Ränder der Seitentheile sich wieder nach aussen wölbten, während mehr medullarwärts gelegene Stellen zur Berührung mit einander gelangten. Dieser somit direct beobachtete *„Selbstschluss des Darmrohres"* betraf nur das hintere Drittel des Embryo, liess also die Gegend hinter dem Herzen offen. Dagegen war der Schluss auch an dem abgetrennten hintersten Stücke des Embryo aber in etwas geringerem Maasse zu beobachten. Die Stelle stärkster Krümmung [**521**] lag hier aber jederseits näher der Medianebene; die mehr lateralen Theile wurden blos passiv mitgenommen, ohne sich zu biegen.

Wir haben also zu dem oben beobachteten Selbstschluss des Medullarohres in diesem Selbstschluss des Darmrohres noch ein zweites Beispiel, nicht durch Stauung gegen äussere Theile, sondern activ an dem Umformungsherd selber erzeugter Biegung kennen gelernt[1]).

Nach welcher von den oben erörterten Möglichkeiten aber diese Biegung durch Selbstdifferenzirung vor sich geht, ob unter keilförmiger Selbstumgestaltung der Zellen, oder unter Zellwachsthum oder Zellansammlung auf der convexen Seite oder durch Zellschwund oder -Auswanderung an der concaven Seite etc., das ist natürlich

[1]) Diesen Versuchen kann noch der Einwand entgegengehalten werden, dass vielleicht die Kochsalzlösung nicht ganz die entsprechende Concentration gehabt hätte und dass daher der Selbstschluss durch eine schrumpfende Wirkung des fremden Mediums bedingt gewesen sei. Um dem zu begegnen, habe ich jüngst die Operation im Ei selber vornehmen und das Ei danach noch einige Stunden der Brutwärme aussetzen lassen, worüber im Arch. f. Entwickelungsmechanik berichtet werden wird.

His gedenkt in seiner S. 245 Anm. genannten Arbeit der vorstehend mitgetheilten Versuche überhaupt nicht.

nur durch besondere, diesem Zwecke angepasste Untersuchungsweisen zu ermitteln.

Der Umstand, dass der Selbstschluss beider Rohre nach der Abtrennung von der seitlichen Umgebung so rasch erfolgte, deutet vielleicht darauf hin, dass diese Umgebung, im Gegensatze zu der Vorstellung von His, als Hinderniss für den Schluss aufzufassen ist; sofern man nicht annehmen will, dass durch die abnormen Bedingungen besondere den Schluss bewirkende Kräfte ausgelöst worden wären, oder dass auch innerhalb des Eies der Verschluss sich zu derselben Zeit und mit derselben Geschwindigkeit vollzogen haben würde; was wenigstens für das Darmrohr vielleicht ein wenig zu früh gewesen wäre. Aber allerdings entsteht um diese Zeit am Entoblast eine ähnliche Biegung, welche indess unter normalen Verhältnissen nicht zum Verschlusse führt, vielleicht, weil die Seitentheile durch den Dotter noch zu sehr auseinander gehalten werden.

Bezüglich der Rautengrube dagegen erhielten wir das Resultat, dass es möglich ist, durch Rückwärtsbiegung des Medullarrohres eine entsprechend gestaltete Grube sogar an nicht dafür bestimmter Stelle zu erzeugen. Zugleich aber erkannten wir, dass die Umformung dabei nicht einfach mechanisch und rein passiv vor sich geht, wie bei der Biegung eines aufgeschlitzten Gummischlauches [denn dann hätte sie wie beim Gummischlauch zugleich mit der ursächlichen Deformation entstehen müssen], sondern dass die Entstehung der Rautengrube erst durch die sehr rasche anpassende Lebensthätigkeit der Gewebe [wohl Wachsthum an den Stellen und in Richtung des Zuges, Verminderung an den Stellen verstärkten Druckes] ermöglicht wird. Aus diesem Befunde lässt sich aber noch nicht sicher folgern, dass die „normale“ Rautengrube wirklich auf diese Art entstehe; [**522**] sondern es wird diese Eventualität dadurch blos in den Bereich der empirischen Möglichkeiten gerückt.

Die so von mir künstlich hergestellte Rautengrube gehört der Art ihrer Entstehung nach genau genommen nicht mehr in die Gruppe mechanischer Massencorrelationen. Doch empfiehlt es sich wohl,

diese Art *„durch mechanische Massencorrelation vermittelter vitaler Umformung“* mit als Unterabtheilung in diesen Abschnitt aufzunehmen, weil sie vermuthlich die häufigere ist gegenüber der *„rein mechanischen Massencorrelation“*, der rein passiven Umformung lebenden Materiales. Denn es wird bei mechanischen Massencorrelationen im Organismus meist wohl zunächst nur eine sehr geringe passive Umgestaltung stattfinden; und erst in dem Maasse, als an diese Umgestaltung durch vitale Vorgänge successive innere Anpassung stattgefunden hat, wird allmählich die Umgestaltung weiter vorschreiten.

Ich beabsichtige, alle bis jetzt bekannten Beispiele von gestaltenden Massencorrelationen zu sammeln, um in späteren Beiträgen eine vollkommene Uebersicht über dieselben zu geben. Vielleicht unterstützen mich die betreffenden Autoren freundlicher Weise durch gefällige Uebersendung von Separatabzügen oder von Litteraturnachweisen in der Ausführung dieser mühevollen Arbeit. [1])

4. Andere differenzirende Correlationen.

Es ist keine Veranlassung anzunehmen, dass mit den erörterten drei Arten von Wechselwirkungen: der functionellen Anpassung, der zur Theilauslese führenden Correlation und der mechanischen Massencorrelation die Möglichkeiten „differenzirender“ Correlationen für den normalen Verlauf der Entwickelung erschöpft seien. Da wir den Antheil der Selbstdifferenzirung an der Entwickelung noch nicht kennen, sind wir schon aus diesem Grunde nicht im Stande, das Gebiet der correlativen Differenzirung zu umgrenzen und daraufhin zu bestimmen, wie weit die diesem Principe zugehörigen Wirkungen sich auf die erörterten drei Arten zurückführen lassen. Dem gegenüber müssen wir, um nichts zu übersehen, uns vorläufig vorstellen, dass vielleicht sehr viele elementaren, bereits bekannten und noch unbekannten, qualitativen und quantita-

[[1]) Diese Bitte hat sich gänzlich erfolglos erwiesen.]

tiven Veränderungen selbstständig, das heisst ohne äussere Einwirkung auf den Diffe-[**523**] renzirungsbezirk sich vollziehen. Andererseits aber ist auch stets daran zu denken, dass vielleicht viele dieser Vorgänge von näheren oder entfernteren Theilen des Organismus ausgelöst oder in einer differenzirenden Weise beeinflusst werden können.

Es ist wohl nicht nöthig, nochmals hervorzuheben, dass jede Differenzirung, an sich betrachtet, das Product von Wechselwirkung ist; und dass es uns bei der Unterscheidung von selbstständiger und abhängiger Differenzirung immer nur darauf ankommt, zu ermitteln, ob die specifische Ursache einer Veränderung in dem Bezirke der wahrnehmbaren Veränderung selber oder ausserhalb desselben gelegen ist (s. S. 208). Wir wollen allmählich die einzelnen Differenzirungsvorgänge sowie für jeden derselben die Ausdehnung und Lage seines Ursachenbezirkes sowie die Zeit dieser Verursachung kennen lernen, weil wir auf Grund dieser Kenntniss dann weiterhin Schlüsse über die Natur der Ursachen ableiten und so Handhaben für die Erforschung ihrer selbst gewinnen können (s. S. 16).

Es fehlt nicht an Erscheinungen, welche auf ihrem Wesen nach nicht näher bekannte Correlationen hinweisen; z. B. die Ausbildung der secundären Geschlechtscharaktere, welche in so entschiedener Abhängigkeit von der Beschaffenheit der Geschlechtsdrüsen, ja angeblich sogar von der Geschlechtsdrüse der entsprechenden Körperhälfte stehen; ferner die secundären Veränderungen bei der Schwangerschaft, soweit sie nicht der functionellen Anpassung zugehören. Desgleichen die Erscheinung der vorzeitigen Reife des ganzen Körpers (A. Kussmaul[1]). Ferner vielleicht zum Theil die Ursachen des verschiedenen Habitus des ganzen Körpers oder der Gesichtsbildung, z. B. die neuerdings von Kollmann[2]) nachgewiesenen Correlationen der Gesichtsbildung. Im dritten Beitrage wird auf eine andere neue Correlation gefahndet

1) A. Kussmaul, Würzburger med. Zeitschr. Bd. 3 S. 321—360.

2) J. Kollmann, Correspondenzblatt der deutschen anthrop. Gesellsch. 1883. Nr. 11.

werden (s. Nr. 20, S. 50 und Nr. 30). Man wird ferner daran denken müssen, dass manche Beispiele der von Ch. Darwin unter dem Namen „correlative Variabilität" zusammengefassten [**524**] Erscheinungen von gemeinsam auftretenden Abänderungen der Individuen, z. B. der Art, dass Pferde mit einem weissen Stern auf der Stirn gewöhnlich weisse Füsse haben, vielleicht einer frühzeitigen Correlation von Theilen im Eie ihre Entstehung verdanken können.

Dagegen ist das von Goethe und Geoffroy St.-Hilaire aufgestellte Gesetz der Compensation des Wachsthums, wie ich dargethan habe (s. Nr. 4), auf die Wirkung der functionellen Anpassung in Verbindung mit dem Kampfe der Theile zurückzuführen[1]).

Breslau, December 1884.

[[1]) Ueber weitere differenzirende Correlationen siehe Nr. 22, S. 279, Nr. 28, Nr. 30 und 33.

Nr. **19.**

Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo.

Nr. II. Ueber die Entwickelung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere.

1884.

Breslauer ärztliche Zeitschrift vom 22. März 1884.

Inhalt.

Seite

I. Normaler Weise von der Schwerkraft beeinflusste Gestaltungen des Froscheies 257

Nachweis der Ungleichheit des specifischen Gewichtes des Nahrungs- und Bildungsdotters 260

PFLÜGER's Auffassung 262

II. Nachweis des Nichtnöthigseins gestaltender Einwirkung der Schwerkraft zur normalen Entwickelung des Eies 264

Rotationsapparat 265

Rasche Umdrehung 266

Langsame Umdrehung 267

Ergebnisse 268

Ueberschlagseier 272

Wirkung der Viscosität der Eier 273

III. Unnöthigkeit gestaltender Einwirkungen des Lichtes, der Wärme und des Erdmagnetismus zur normalen Entwickelung des Eies . . 274

I. Normaler Weise von der Schwerkraft beeinflusste Gestaltungen des sich entwickelnden Froscheies.

[1] Das Ei des braunen Frosches (Rana fusca), welches den im Folgenden zu berichtenden Versuchen unterzogen wurde, ist normal kugelrund und lässt an seiner Oberfläche einen weissen kleineren runden Abschnitt und einen die übrige Oberfläche einnehmenden schwarzen Theil unterscheiden. Die Linie, welche die Mitten dieser beiden Theile der Oberfläche verbindet, heisst die Eiaxe und geht zufolge der erwähnten runden Abgrenzung beider Abschnitte gegen einander zugleich durch den Mittelpunct des Eies. Wenn dagegen wie nicht selten, der weisse Theil von der runden Gestalt abweicht, so wird die Lage der Eiaxe etwas zweifelhaft.

Nachdem die Befruchtung des Eies stattgefunden hat, übt nach alter Erfahrung die Schwere eine richtende Wirkung auf das Ei und einen Theil der in ihm sich abspielenden Vorgänge aus.

Das Ei dreht sich zunächst, sobald die Gallerthülle genügend gequollen ist, innerhalb derselben mit dem schwarzen [2] Theile nach oben, wodurch der weisse Abschnitt dem Auge entzogen und die Eiaxe zugleich senkrecht gestellt wird[1]). Zufolge dieser typi-

[1]) Diese senkrechte Einstellung der Eiaxe ist für Rana fusca die Regel. Doch haben Born und ich gleichzeitig auch Abweichungen davon beobachtet. Ich habe dieselben etwas verfolgt und darüber gelegentlich einer Discussion (s. Breslauer ärztliche Zeitschrift, April 1884, Nr. 8) folgende Angabe gemacht. Es fanden sich geringe Abweichungen von der senkrechten Einstellung „sehr häufig." „Bei einem braunen Frosch stellten sich sogar alle, das will sagen die beobachteten etwa 120 Eier, so hochgradig, zwischen 20 und 30 Grad, schief mit den Eiaxen ein, dass sie der Schiefstellung der Eier von Rana esculenta gleichkamen. Dabei boten interessanter Weise auch viele dieser Eier zugleich das von mir beschriebene Furchungsschema der „Rana esculenta" dar" (s. S. 115).

„Da die Schiefstellung der Eiaxe so variabel in ihrem Vorkommen ist, so werden wir ihr keine hohe Bedeutung für den Mechanismus der Entwickelung zuerkennen dürfen. Aber als Hülfsmittel der Forschung ist sie von grosser Bedeutung. Denn wir erhalten durch diese Schiefstellung ausser einer festen Linie noch einen Punct im Eie, den höchsten Punct des weissen Poles, so dass genügend Anhaltepuncte zur Orientirung über manche Vorgänge in und auf dem Eie dadurch gegeben sind. Ich verwende gegenwärtig diese Schiefstellung der Eiaxe zu Versuchen darüber, ob das Oral und das Aboral des künftigen Embryo schon im unbefruchteten

schen Einstellung aller entwickelungsfähigen Eier führt der schwarze Theil auch den Namen oberer Pol oder obere Hemisphäre.

Die Ebenen der beiden ersten Theilungen, welche danach stattfinden, stehen gleichfalls senkrecht und schneiden sich daher auch in einer senkrechten Linie der Furchungsaxe, welche mit der Eiaxe zusammenfällt. Die nächste Theilung findet in wagrechter Richtung statt und die beiden gleichzeitig auftretenden nächsten Furchen stehen gleichfalls wieder senkrecht; so dass also die Schwere die Richtung der ersten äusserlich sichtbaren Vorgänge vollkommen zu beherrschen scheint.

Zu diesen seit lange bekannten Thatsachen wurden im vorigen Jahre mehrere neue hinzugefügt. Zunächst stellte ich fest, dass die Medianebene des künftigen Embryo normaler Weise mit der ersten Furchungsebene zusammenfällt (Nr. 16), wonach die Schwere also auch noch die spätere Organisation zu beeinflussen schien, ein Verhalten, welches noch fast gleichzeitig mit mir auch von E. PFLÜGER aufgefunden wurde[1]) (s. S. 123, Anm.).

Eine weitere hierher gehörige Beobachtung machte ich an den Eiern vom Wasserfrosch (Rana esculenta s. viridis) (S. 113). Bei dieser Species stellt sich die Eiaxe nicht senkrecht, sondern derart schief ein, dass bei der Ansicht von oben neben dem hier braunen oberen Pol an einer Seite noch ein mondsichelförmiger Saum des hier gelbweissen unteren Poles zum Vorschein

Froschei fest gegeben ist, oder ob diese Richtungen erst nach der Befruchtung des Eies bestimmt werden."

Auch MAX SCHULTZE hat als das Gewöhnliche angegeben, dass bei Rana fusca die Eiaxe sich senkrecht einstellt. Sein Sohn O. SCHULTZE hat dagegen behauptet, dass die Eiaxe dieser Species sich normaler Weise 45° schief einstelle. Bei Prüfung an den Eiern der Frösche seines Aufenthaltsortes (Würzburg) fand ich jedoch gleichfalls fast durchweg die senkrechte Einstellung, woneben wieder Abweichungen von 5—10° vorkommen (Biolog. Centralbl. 1888, Nr. 8, S. 404). Es zeigte sich, dass der Autor die Eier erst kurz vor der Furchung beobachtet hatte, zu einer Zeit, in der bereits eine typische einseitige Aufhellung eines halbmondförmigen Theiles der oberen Hemisphäre stattgefunden hatte und dass er diese Zone mit als zur weissen Hemisphäre gehörig aufgefasst hatte. (Ueber diese Aufhellung s. Nr. 21, S. 163).

Ebenso erwies sich die weitere Angabe des letztgenannten Autors nicht zutreffend, dass auch die unbefruchteten Eier die Schiefstellung von 45° darböten (siehe auch S. 260 u. Nr. 20, S. 11).]

1) E. PFLÜGER, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. PFLÜGER's Arch. 1883. Bd. XXXI.

kommt. Die erste Furchungsebene steht bei bei R. fusca senkrecht, ist aber so orientirt, dass sie dieses Bild symmetrisch theilt, was blos möglich ist, wenn sie zugleich durch den höchsten Punct der gelben Randsichel und durch die schief stehende Eiaxe hindurch geht. Durch die schiefe Einstellung der Eiaxe zur Richtung der Schwerkraft wird hier also auch schon die Richtung der ersten Furchungsebene und **[3]** mit ihr die Richtung der künftigen Medianebene des Embryo noch vor der Theilung bestimmt.

An diesjährigen Eierstockseiern von Rana esculenta sah ich trotz der noch mangelnden Entwickelungsfähigkeit schon schiefe Einstellung beim Schwimmen im Wasserglas eintreten. Sofern die gleiche Einstellung reifer Eier im Wasser sich nach der Befruchtung nicht ändert, würde hier also schon im unbefruchteten Eie die Lage der Medianebene und das Oral und Aboral neben dem Dorsal und Ventral bestimmt sein, womit alle Hauptrichtungen des Embryo bereits vor der Befruchtung gegeben wären (s. Nr. 20, S. 16).

Einige weitere bezügliche Thatsachen lernten wir durch E. Pflüger kennen[1]), welcher gefunden hatte, dass man die Eiaxe auch künstlich in schiefer Stellung erhalten kann, sofern man die Gallerthülle des Eies nur so wenig quellen lässt, dass zwar die Entwickelung vor sich geht, das Ei aber sich nicht in seiner Hülle drehen kann. Unter Anwendung dieser Methode beobachtete er, dass auch bei beliebiger künstlicher Schiefstellung der Eiaxe die Furchungsaxe senkrecht steht, dass aber die erste Furchungsebene in jedem beliebigen Winkel zu der Eiaxe stehen könne; während die Medianebene des Embryo wie bei der physiologischen Schiefstellung der Eiaxe stets eine senkrechte Ebene durch diese Axe darstellt[2]). **[4]** Weiterhin fand Pflüger,

1) loco cit. und: Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryo. Zweite Abhandlung. Pflüger's Arch. 1883. Bd. XXXII.

2) Pflüger hat die physiologische Schiefstellung der Eiaxe bei Rana esculenta und damit zugleich übersehen, dass die wichtige Bestimmung, die er für die künstliche Schieferhaltung derselben auffand, bereits von mir für die normale Schiefstellung der Eiaxe bei Rana esculenta beobachtet und beschrieben worden war.

Desgleichen erwähnt er nicht, dass ich auch schon bei Rana escul. (S. 113 u. 164) gefunden hatte, dass von dem mittelsten zugleich höchsten Puncte des von oben her am Eie sichtbaren weissen Saumes aus gegen die Mitte der schwarzen

dass diejenigen Theile des Eies, welche bei Zwangslage nach oben zu liegen kommen, sich rascher furchen, als die nach unten gelegenen, selbst wenn es weisse Theile sind, welche sich doch bei ihrer normal nach abwärts gekehrten Lage langsamer als die normaloberen schwarzen Theile zu furchen pflegen. Schliesslich noch beobachtete er, dass der Urmund an wechselnder Stelle des weissen Poles entstehen kann, je nach der Neigung, die man der Eiaxe künstlich verliehen hat.

Es liegen somit eine ganze Anzahl von Erscheinungen vor, welche auf eine richtende Wirkung der Schwerkraft auf das befruchtete Ei und auf das Entwickelungsgeschehen desselben hinweisen. Es fragt sich nun, wie man sich diese Wirkung der Schwere vorzustellen hat. Die älteren Autoren dachten bezüglich der wenigen ihnen bekannten Verhältnisse an ungleiches specifisches Gewicht der weissen und der schwarzen Eimasse; und auch ich habe nach meinen Befunden mich nicht veranlasst gesehen, etwas anderes als Ursache zu vermuthen (s. S. 113 u. 120) und will hier einige Beweise für die Richtigkeit dieser Annahme hinzufügen.

Ungleichheiten des specifischen Gewichtes der Eitheile sind mit Sicherheit schon vor der Befruchtung vorhanden. Es wird zwar behauptet[1]), „dass die unbefruchteten Eier, in Wasser geworfen, auf immer die Lage behalten, welche sie einmal angewiesen erhielten". Dies ist aber, wie ich durch mehrfache Versuche festgestellt habe, nicht richtig; sondern die unbefruchteten Eier drehen sich blos langsamer, erst im Laufe einer oder mehrerer Stunden, [nachdem sie in Wasser geworfen worden sind, innerhalb der, auf den Boden festklebenden, Gallerthülle; während befruchtete Eier unter gleichen Verhältnissen dazu eine halbe Stunde brauchen.] Nachdem die befruchteten Eier erst in ihrer Hülle durch Quellung derselben beweglich geworden sind, benöthigen sie nach passiver Umdrehung blos noch einer oder weniger Minuten

Hemisphäre hin sich die Rückenfurche entwickelt, womit die Richtung des Hinten und Vorn [Kopfwärts und Schwanzwärts] des künftigen Embryo schon in frühester Zeit bestimmt erkannt werden kann, ein Verhalten, dessen Feststellung einen Haupttheil meiner Arbeit ausmacht.

[1]) E. Pflüger, loc. cit., erste Abhandlung, S. 311.

zur Rückkehr in die senkrechte Stellung der Eiaxe mit dem weissen Pol nach unten.

Sogar Eier, welche noch nicht in den Uterus übergetreten waren und noch der Gallerthülle entbehrten, ja selbst noch ganz unfertige Eier des Eierstocks von erst der halben Grösse der Norm zeigten dieselbe Drehung und Einstellung, sobald sie in eine Flüssigkeit von geeignet hohem specifischen Gewichte, um darin schwimmen zu können, gethan wurden. Dieses Vermögen hört zwar bei unbefruchteten Eiern drei bis vier Tage nach der Herausnahme aus dem Mutterleibe auf, ist aber gleichwohl nicht an [**5**] die Lebensfähigkeit und an die Lebenseigenschaften des Eies direct gebunden.

Dies ergiebt sich daraus, dass alle normal gestalteten unbefruchteten Eier sich ebenso rasch drehten, wenn sie durch Kochen getödtet, und aus der Gallerthülle, sofern solche schon vorhanden, ausgelöst, in eine als Vehiculum verwendete Mischung von Wasserglas und Wasser gebracht wurden. Nach jeder künstlichen Umwendung kehrten sie rasch in ihre alte Lage mit aufwärts gerichtetem schwarzem Pole zurück[1]). Da sie beim Kochen gewöhnlich ihre runde Gestalt verlieren, könnte man dies vielleicht zum Theil auf die unregelmässige Gestalt zurückführen wollen, eine Auffassung, gegen welche aber die weitere Beobachtung sprach, dass alle diese selben Eier, ohne ihre Gestalt erkennbar verändert zu haben, nach einigen Stunden des Schwimmens im Wasserglase nunmehr ihre weissen Pole aufwärts wendeten und nach künstlicher Abänderung dieser Stellung ebenso rasch zu dieser neuen Stellung zurückkehrten. Unter der Einwirkung des Wasserglases ist also allmählich die ursprünglich specifisch leichtere schwarze Hemisphäre die specifisch schwerere geworden; ein Verhalten, welches mit verschiedenen Reagentien

[[1]) Bezüglich der Frage, ob die befruchteten und unbefruchteten, in toto schwimmenden Eier sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten, habe ich kurze Zeit darauf (Breslauer ärztliche Zeitschrift, April 1884, Nr. 8) gelegentlich die etwas genauere Angabe gemacht, „dass befruchtete und unbefruchtete Eier sich beide innerhalb weniger Secunden drehten und fest einstellten. Es schien, dass die befruchteten Eier dabei noch ein wenig rascher, im Mittel etwa in sechs, die unbefruchteten im Mittel in zehn Secunden ihre Einstellung nach grösster Entfernung von der Gleichgewichtslage erreichen.“ (Weiteres s. Nr. 20, S. 12).]

geprüft, vielleicht zu weiteren Aufschlüssen über die Natur der ungleich specifisch schweren Eisubstanzen führen wird. Ungleichheit des specifischen Gewichtes zeigten nicht blos die ganzen Eier, sondern auch Stücke, welche parallel der Eiaxe aus dem Ei herausgeschnitten waren [indem sie schwimmend sich in gleicher Weise einstellten wie die ganzen Eier].

PFLÜGER sieht bei seiner ausführlichen Deutung der bekannten und der von ihm gefundenen bezüglichen Thatsachen von einer sorgfältigen Erwägung der mit der „Ungleichheit des specifischen Gewichtes" und der „halbflüssigen Beschaffenheit" des Eiinhaltes gegebenen Möglichkeiten ab[1]) und führt von vornherein ein mit dem Reize des Geheimnissvollen der Wirkungsweise umgebenes, nach seiner Meinung alle Zelltheilungen überhaupt beeinflussendes Princip der Wirkung der Schwerkraft ein.

Er sagt[2]): „Die verticale Lage der ersten beiden Furchungsebenen, sowie die horizontale der Dritten und der Ort in dem Ei, wo diese Theilungsebenen liegen, ist also nur ein specieller [**6**] Fall eines allgemeineren noch unbekannten Gesetzes, wonach die Schwerkraft die Organisation beherrscht." Ferner S. 63: „Die Schwere allein bestimmt vermöge der Richtung der Eiaxe, welche dieser (scil. in den Richtungen der Meridiane um die Eiaxe gelegenen) Molecülreihen die herrschende wird. Es ist diejenige Reihe, welcher allein im Ei die ausgezeichnete Eigenschaft zukommt, in einem verticalen primären (d. h. durch die Eiaxe gehenden)

[1]) Da ich früher schon die von der Schwerkraft abhängigen Gestaltungen am Froschei auf das ungleiche specifische Gewicht der Eitheile zurückgeführt hatte (s. S. 113 u. 120), so glaubte ich, hier mit der neuerlichen bezüglichen Anführung des ungleichen specifischen Gewichtes und der halbflüssigen Beschaffenheit der Eimassen es genügend angedeutet zu haben, dass die Wirkung der Schwere auch bei der sogenannten „Zwangslage der Eier" darin bestehe, dass die specifisch schwereren Theile sich senken, die specifisch leichteren Theile aufsteigen, sodass im Groben wieder die normale Anordnung hergestellt werde, während überhaupt nur die Eirinde fixirt worden war. O. HERTWIG hat sich ein halbes Jahr danach in gleichem Sinne ausgesprochen (Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen, 1884). G. BORN dagegen hat gleichzeitig mit den hier mitgetheilten Versuchen die entsprechenden Umordnungen direct nachgewiesen (Breslauer ärztl. Zeitschr. v. 26. April 1884 und Arch. f. micr. Anat. 1885, Bd. 24, S. 475). Siehe auch Nr. 20, S. 50 u. 54.]

[2]) loc. cit. zweite Abhandlung S. 24.

Meridian zu liegen.“ „Welche von den Molecülreihen des durch die Schwerkraft ausgewählten Meridianes die bevorzugten sind, entscheidet abermals die Schwerkraft, denn die höher[1]) gelegene Meridianhälfte enthält die Bildungsstätte des Nervensystems“. Ferner stellt er sich vor, „dass zu der Zeit, wo alle meridial (= meridional) gerichteten Molecülreihen noch gleichwerthig sind, die Schwerkraft eine Molecülreihe von vielleicht ganz geringer Ausdehnung bevorzugt, sodass nur diese organisirend wirkt und allmählich alles Nährmaterial für ihre Wachsthumstendenz verbraucht, während alle übrigen zurückgedrängten meridial polarisirten Molecülreihen eine andere, später zu besprechende Bestimmung finden“ (indem sie nämlich zum Aufbaue der Geschlechtsorgane verbraucht werden, S. 67).

Er geht nun weiter in seinen Folgerungen und sagt noch S. 64: „Ich würde mir also vorstellen, dass das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Thieres besitzt, so wenig als die Schneeflocke in einer wesentlichen Beziehung zu der Grösse und Gestalt der Lawine steht, die unter Umständen aus ihr sich entwickelt. Dass aus dem Keime immer dasselbe entsteht, kommt daher, dass er immer unter dieselben äusseren Bedingungen gebracht ist.“

Die besonders prägnanten Stellen sind von mir durch gesperrten Druck hervorgehoben. Nach der letzten Ausführung hätten wir also anzunehmen, dass aus dem Ei des Hechtes, des Grasfrosches, des Hühnchens, welche frisch befruchtet nach Pflüger gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Thieres haben, nur deshalb ein Hecht, ein Grasfrosch oder ein Hühnchen wird, weil jedes dieser Eier [7] immer unter bestimmte äussere Bedingungen kommt, welche aus dem einen Eie einen Hecht, aus dem anderen einen Frosch, aus dem dritten ein Hühnchen gestalten; und wenn man die Hechteier unter die Schwer- oder sonstigen äusseren Bedingungen des Froscheies brächte, dann würden demgemäss nicht Hechte, sondern Frösche (aber wohl mit den chemischen Qualitäten der Hechte) daraus werden? Und was entsteht, wenn Hühner-, Tauben- und Sperlingseier gleichzeitig in denselben Brütofen gelegt werden?

[[1]) Vergleiche dagegen Nr. 21, S. 158.]

Sehen wir hiervon ab, so geht aus PFLÜGER's Ausführung hervor, dass ohne die Wirkung der Schwerkraft keine embryonale Entwickelung möglich sei, weil mit ihr ein hauptsächlichstes gestaltendes und differenzirendes Moment fehle. Dem befruchteten Eie fehlen nach PFLÜGER die zur Entwickelung nothwendigen gestaltenden Kräfte, und sie müssen erst von aussen her hinzugebracht werden. Ich dagegen halte, und befinde mich dabei wohl im Einverständniss mit der Mehrzahl meiner Leser, die Auffassung für wahrscheinlicher, dass die formale und vielleicht auch die qualitative Entwickelung des befruchteten Eies ein Process vollkommener **„Selbstdifferenzirung“** ist, für dessen normalen Ablauf nur Schutz vor äusseren Störungen und Zufuhr von Nahrung, Spannkraft oder lebendiger Kraft nöthig ist, ohne dass diesen Agentien indess eine directe differenzirende [d. h. die Art der Gestaltung bestimmende] Wirkung zukomme.

Ob dies für die qualitative, chemische Entwickelung richtig ist, muss vor der Hand dahingestellt bleiben (siehe S. 209). Dass aber die „formale“ Differenzirung in dem befruchteten Eie unabhängig von äusseren „gestaltenden“ Einwirkungen ablaufen „kann“, soll, wenigstens für das Ei der Rana fusca, im Folgenden dargethan werden.

II. Nachweis des Nichtnöthigseins gestaltender Einwirkung der Schwerkraft zur normalen Entwickelung des Eies.

Wenn nach PFLÜGER die Schwere allein denjenigen Meridian um die Eiaxe bestimmt, in welchem die Entwickelung beginnt und die Embryonalanlage stattfindet, dann müsste bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere keine oder keine annähernd zu einem normalen Resultate führende Entwickelung eintreten. Denn wenn die Entwickelung nur in dem obersten Meridian erfolgen kann; wo soll sie statt- [8] finden, wenn es keinen solchen giebt, wenn in jedem folgenden Momente ein anderer Meridian der oberste ist, wenn das Gebilde also fortwährend gedreht wird. Wenn ferner die Schwerkraft nicht blos eine das ungleich specifisch schwere Material ord-

nende Wirkung hat, sondern eine die Entwickelung veranlassende, differenzirende Wirkung ausübt, was soll geschehen, sofern die Schwerkraft durch eine andere Kraft mehr oder minder aufgehoben oder gar übercompensirt wird?

Aus diesen Fragen ergeben sich zwei Versuche: erstens langsame fortwährende Umdrehung des Eies zur fortwährenden Aenderung des obersten Meridians und eine rasche Umdrehung zur Aufhebung der Schwerkraft durch die Centrifugalkraft.

Zur Ausführung entlieh ich von den Herren Professor Ferd. Cohn und Privatdocent Dr. Frank Schwarz allhier die von ihnen zu botanischen Versuchen verwendeten Apparate, welche mir mit liebenswürdigster Bereitwilligkeit zur Verfügung gestellt wurden. Ein kleines, um eine „wagerechte" Axe sich drehendes Wasserrad, welches, ohne zu stark zu spritzen, bis 84 Umdrehungen in der Minute ausführen konnte und in einem Blechkasten gelagert war, der einen maximalen Radius von 22 cm gestattete.

Die Beschleunigung v durch die Centrifugalkraft beträgt:

$$v = \frac{4\,\pi^2\,r}{t^2}$$

$$\pi^2 = 9{,}869.$$

Da nun für unseren Apparat die maximale Umdrehungsgeschwindigkeit pro Secunde

$$t = \frac{60}{84} = 0{,}71 \text{ Secunde,}$$

ferner

$$r = 0{,}22 \text{ m,}$$

so ist nach obiger Formel die erreichbare maximale Centrifugalbeschleunigung

$$v = \frac{4 \,.\, 9{,}869 \,.\, 0{,}22}{(0{,}71)^2} = \frac{8{,}684}{0{,}504} = 17{,}2 \text{ m pro Secunde.}$$

Die Beschleunigung durch die Schwere pro Secunde beträgt

$$g = 9{,}81 \text{ m.}$$

Demnach verhält sich $v : g = 17{,}2 : 9{,}81$

$$v = 1{,}83 \text{ g.}$$

[**9**] Mit dem gegebenen Apparate konnte also eine Centrifugalkraft von fast der doppelten Grösse der Schwerkraft hervorgebracht werden. Wenn die Eier mit der angegebenen Geschwindigkeit an dem Radius

von 0,22 rotirten, so musste, da die hier berechnete Grösse der Centrifugalkraft radiär nach aussen wirkt und bei der Drehung in einer „senkrechten“ Ebene fortwährend ihre Stellung zur Richtung der Schwerkraft ändert, die Resultante beider Kräfte in jeder Phase der Umdrehung eine andere sein. Bei tiefster Stellung mussten beide Kräfte sich summiren, also

$$V = g + v = 2{,}83\ g$$

sein, während sie sich beim Durchgang durch den höchsten Punct subtrahirten und

$$V = g - v = -\ 0{,}83\ g$$

übrig blieb, so dass also hier die Schwerkraft vollkommen aufgehoben und noch um 0,83 ihrer Grösse durch die Centifugalkraft übercompensirt wurde.

In den Zwischenphasen der Bewegung wirkte die Schwere nach unten hin ablenkend auf die radiär gerichtete Beschleunigung der Centrifugalkraft in beim Absteigen immer stärker, beim Aufsteigen immer schwächer werdendem Maasse. Die Eier, welche an diesem Radius befestigt waren, stellten sich dementsprechend durch Drehung innerhalb der äusserlich fixirten Gallerthülle nicht mehr mit dem weissen Pole nach unten, sondern mit dem weissen Pole centrifugal, also radiär nach aussen ein. Das Gleiche war noch der Fall bei einem Radius von 11 cm, bei welchem in oberster Stellung die Schwerkraft gerade fast vollkommen aufgehoben war.

Für die langsamste Umdrehung, wo die Centrifugalkraft nicht mehr in bemerkbarer Weise wirken, sondern blos fortwährend den obersten Meridian wechseln sollte, wurden die Eier zunächst an einem Radius von 2,5 cm, was einer Centrifugalkraft von 0,24 g entspricht, befestigt, so dass also selbst in der obersten Stellung die Schwere noch um das Dreifache über die Centrifugalkraft überwiegt. Zu meiner Ueberraschung aber stellten sich auch hier noch die Eier mit dem weissen Pol allmählich centrifugal ein; ein Beweis, dass selbst diese blos ein Viertel der Schwerkraft betragende Centrifugalkraft eine stärkere „richtende“ Wirkung auf das Ei aus-[**10**]übte, als die Schwerkraft. Der Grund war leicht

einzusehen. Da die Eier mit dem Rade gedreht wurden, behielten sie immer dieselbe Richtung zu der radiär nach aussen wirkenden Centrifugalkraft und diese erhielt daher, indem sie immer in „derselben“ Richtung auf die Eier wirkte, ein Uebergewicht über die, wenn auch stärkere, so doch fortwährend in „anderer“ Richtung an dem gedrehten Ei angreifende Schwerkraft.

Deshalb wurde noch ein Rad an die Welle angesetzt, welches die Umdrehungsgeschwindigkeit, um das Sechsfache herabgesetzt, auf eine Nebenwelle übertrug[1]). Die an dieser Welle in Radien von 1—8 Centimeter befestigten Eier behielten während der Umdrehung die beliebig durcheinander gerichteten Anfangsstellungen ihrer Eiaxen bei; ein Beweis, dass die Centrifugalkraft keine erkennbare „einstellende Wirkung“ mehr ausübte.

Da der Apparat sehr primitiv war und daher theils an sich schon, noch mehr aber, wenn der Schwerpunct durch ungleiche Vertheilung der Eiermassen nicht in der Umdrehungsaxe der Welle lag, ungleichmässig ging, so war zu befürchten, dass vielleicht schon durch die Stösse und Erschütterungen die Entwickelung gestört resp. verhindert werden würde. Um diesen eventuellen Einfluss für sich kennen und abschätzen zu lernen, wurde auf der Hauptwelle an einem Radius von 10,5 Centimetern ein an einer immer wagerecht bleibenden Axe leicht drehbarer Wagen angehängt, wie an der russischen Schaukel oder dem amerikanischen Caroussel; die Eier, welche in diesen Wagen eingelegt wurden, hatten somit alle Erschütterungen durch den ungleichmässigen Gang auszuhalten, blieben aber dabei der Schwerkraft, abgesehen von den Schwankungen

[[1]) O. Schultze hat (Verhandl. d. anat. Ges., Mai 1894, S. 130 und 150) angenommen, das Rad hätte bei diesem Versuche $^1/_6$ der oben bemerkten maximalen möglichen 84 Umdrehungen, also 14 Umdrehungen in der Minute gemacht und die Centrifugalkraft habe daher auch hier noch einstellend gewirkt. Diese Annahme ist nicht zutreffend; denn als es darauf ankam, die Umdrehungsgeschwindigkeit zu verringern, wurde natürlich auch die Triebkraft durch Zudrehen des Hahnes der Wasserleitung soweit herabgesetzt, dass eben noch Umdrehung erfolgte, sodass die Zeit einer Umdrehung etwa 1—2 Minuten betrug.]

des Wagens in der Nähe des oberen Durchganges, in constant derselben Richtung zu ihren Eiaxen ausgesetzt.

Nachdem jede der geschilderten Abtheilungen des Apparates, die schnell, die langsam sich drehenden, sowie die nicht sich drehende blos schwebende, mit je 10—18 frischbefruchteten Eiern befrachtet[1]) und der Apparat selber mit der angegebenen Geschwindigkeit in Thätigkeit gesetzt war, erwartete ich mit grossem Interesse die Zeit der ersten Furchung.

Es zeigte sich, dass die erste Furche in allen Gefässen zur richtigen Zeit auftrat, dass weiterhin fast die ganze Furchung normal verlief, dass ein normaler Urmund gebildet wurde und dass die Bildung der [**11**] Rückenfurche, der Gehirnwülste, der Verschluss des Nervenrohres, später die Ausbildung der Haftnäpfe, der Kiemenansätze und des Schwanzansatzes vollkommen normal sich vollzogen. Nicht einmal eine Verzögerung in der Entwickelung der bewegten Eier gegenüber den zugleich befruchteten und in Ruhe neben dem Apparat stehenden Probeeiern war wahrnehmbar. Es blieben auch nicht mehr bewegte Eier unentwickelt, als dem gleichen Verhalten bei den Probeeiern entsprach. Auf dem zuletzt angegebenen Entwickelungstadium, nach 4 Tagen, wurden die Embryonen von dem Apparat heruntergenommen und zum Vergleich mit den nicht bewegten Probethieren weiterhin erhalten. Gegenwärtig sind die Versuchsembryonen munter bewegliche Kaulquappen mit langen Kiemenfäden und langen Schwänzen und besser entwickelt als die Probethiere, da diese in grösserer Zahl in einem Gefässe gleicher Grösse sich befinden. Im günstigsten Falle erhielt ich von 11 eingelegten Eiern 10 muntere Quappen. Das gleiche Resultat wurde bei der Wiederholung des

[1]) Die Eier wurden zwischen nasse Watte gelegt; darauf wurden die am Rade fest angebrachten, viereckigen, aus Draht geflochtenen Körbchen mit ihnen voll gefüllt (s. S. 269), sodass weder die Watte gegen die Körbchen, noch die Gallerthülle der Eier gegen die Watte sich verschieben konnte, in Folge dessen die Gallerthüllen alle Drehungen des Körbchen mit machen mussten. Die Eier selber konnten sich danach nur noch innerhalb dieser Hüllen drehen, was nur langsam geschieht und bei rascher Drehung des Rades allmählich zur Einstellung des weissen, specifisch schwereren Poles radiär nach aussen führte, bei der langsamen Umdrehung aber ausblieb.]

Versuchs in allen seinen Theilen erlangt. Dabei wurden zugleich einige Pflüger'sche Trockeneier mit ungenügend gequollener Gallerthülle eingesetzt, sowohl auf die Haupt- wie auf die langsam rotirende Nebenwelle. Auch sie furchten sich normal, starben aber dann zumeist unter Eintrocknung ab. Nur in Einem Behälter, in welchen von dem spritzenden Wasserrad etwas Flüssigkeit durch eine Spalte des Gefässes hineingelangt war, entwickelten sie sich weiter; sie wurden aber nach dem zweiten Tage allmählich so feucht, dass die Gallerthülle noch quoll und noch nachträglich eine centrifugale Einstellung der weissen Pole des Eies erfolgte; während sie bisher in ihren zufällig beim Einladen erhaltenen Stellungen der Eiaxen trotz der Uebercompensation der Wirkung der Schwerkraft durch die der Centrifugalkraft verblieben waren.

Es war nun von hohem Interesse festzustellen, wie sich bei dieser Aufhebung der Wirkung der Schwere die Furchungsebenen, die Furchungsaxe, der Urmund und die Rückenfurche einstellten. Es zeigte sich, dass die Furchungsaxe immer, auch bei den nach Pflüger innerhalb der Gallerthülle fixirten Eiern mit der Eiaxe zusammenfielen, dass die erste Horizontalfurche mit wenigen Ausnahmen wie normal näher dem [**12**] schwarzen Pole lag, dass die schwarzen, jetzt weder oberen noch unteren Zellen sich rascher theilten, als die weissen, und dass der Urmund normaler Weise am Rande der weissen und schwarzen Hemisphäre sich befand. Die Rückenfurche erstreckte sich von ihm aus in demselben Meridian der Eiaxe über die schwarze Hemisphäre hin.

Um diese Thatsachen zu ermitteln, wurden zu geeigneter Zeit Eier succesive aus den einzelnen Behältern des Apparates herausgenommen, der Apparat aber sofort wieder in Bewegung gesetzt und nach einigen Minuten die Eier wieder eingelegt; eventuell wurden auch einige der Eier zu genauerer Besichtigung ganz herausgenommen, ohne wieder eingelegt zu werden. Ob wie normal die erste Furchungsebene auch zugleich die Richtung der künftigen Medianebene bestimmte, war bei meiner Versuchsanordnung, wo die Eier in nasse Watte verpackt, in kleine Drahtkörbchen gestopft waren, nicht feststellbar. Es ist aber vielleicht zu ver-

muthen, da alle übrigen Vorgänge sich wie unter normalen Verhältnissen vollzogen hatten.

Nur bezüglich der Furchung ist eine interessante Abweichung aufgefallen. Bei einigen der undrehbar in der Gallerthülle fixirten Eiern, welche in zu dieser Beobachtung geeigneter Weise an der Wandung des Glasgefässes angeheftet waren, beobachtete ich, dass der mittlere Theil des weissen Poles sehr lange ungefurcht blieb, und dass sich an Einer Seite der so entstandenen unpaaren grossen weissen Polzelle das Pigment in einigen symmetrisch gestalteten und angeordneten kleinen Zellen besonders reichlich fand. Dadurch entstand eine hyperbel-ähnliche Abgrenzungslinie gegen die hier besonders rein weisse Polzelle, welche in ihrer Gestalt und in dem grellen Contrast dunkelster Pigmentirung neben dem hellsten Weiss der erst einen Tag später auftretenden Anlage des Urmundes glich. Sofern, wie wahrscheinlich, [?] diese Stelle selber der des Urmundes entspricht, so hätten wir hier bei Aufhebung der Schwere ein Verhalten, welches schon nach der fünften Theilung des Eies die Anlage des Urmundes und damit der Medianebene und des Rückenmarkes erkennen liess, und auf einen die normale Entwickelung hemmend alterirenden Einfluss der Schwere hinweisen würde, sofern nicht auch schon bei Wir- [**13**] kung der Schwere diese Bildung gelegentlich vorkommt und nur bisher übersehen worden ist. Weitere Beobachtungen werden über diese Frage Entscheidung bringen und vielleicht noch weitere feinere Abweichungen von dem Furchungsschema des der Schwere unterworfenen Eies erkennen lassen, welche uns dazu führen, den Idealtypus eines Furchungsschemas des nicht von äusseren gestaltenden Kräften alterirten, sondern rein aus den eigenen inneren Kräften gestaltenden Eies kennen zu lernen. Darauf scheint schon hinzudeuten, dass die sogenannten Horizontalfurchen, statt in Kreislinien, in Zickzacklinien gebrochen das Ei umzogen[1]) (s. Nr. 28, S. 667).

[[1]) Die hier an gedrehten Eiern beobachteten Erscheinungen wurden später auch bei nicht gedrehten Eiern wahrgenommen. Es ist daher anzunehmen, dass die Schwerkraft unter normalen Verhältnissen, d. h. sofern die Eier sich in ihren Hüllen normaler Weise drehen können, das reine Selbstdifferenzirungs-Furchungs-

Es sei schliesslich noch erwähnt, dass an einigen der langsam gedrehten Eier die beiden ersten Furchen in ihrer Tiefe weiss waren, dass vom weissen Pole aus die weisse Substanz in die Furchen fast bis zur Mitte des schwarzen Poles eingedrungen war, während normaler Weise die schwarze Substanz längs der Furchen mehr oder weniger auf die weisse Hemisphäre übergreift; ein Phänomen, was also auf abnorme Wanderung der weissen Substanz zwischen die schwarze hinein hindeutet.

Was dürfen wir nun aus diesen Versuchsergebnissen schliessen? Zunächst wohl, dass PFLÜGER's Auffassung von der Wirkung der Schwerkraft auf die embryonale Entwickelung nicht richtig ist, dass im Gegentheil die Schwerkraft „nicht unerlässlich nöthig" für die Entwickelung ist, dass ihr keine „nothwendige" richtende und die Differenzirung veranlassende Wirkung zukommt[1]). Denn wir haben sowohl die lokalisirte Wirkung der Schwere durch die langsame Umdrehung der Eier „aufgehoben", als auch die schwerkraft selber zum Theil aufgehoben und durch die Centrifugalkraft „ersetzt", ohne dass der Verlauf der Entwickelung aufgehoben, gestört oder auch nur verzögert worden wäre.

Danach können alle die im Vorstehenden aufgeführten Wirkungen der Schwere nur als „accessorische" Eingriffe betrachtet werden, an welche die Entwickelung des befruchteten Eies mit ihrer qualitativen und formalen Differenzirung nicht gebunden ist. Eine eingehende Erklärung dieser Einwirkungen der Schwere wird meinerseits erst nach dem Abschluss weiterer bereits angefangener Untersuchungen versucht werden.

schema des „Eies" nicht alterirend beeinflusst. Bei Zwangslage dagegen bewirkt die Schwerkraft innere Umordnungen der ungleich specifisch schweren Eisubstanzen; und wenn diese bis zum Beginne der Furchung sich nicht vollkommen vollzogen haben, treten störende Abweichungen vom normalen Furchungstypus auf (s. Nr. 20 und 31).]

[1]) Da somit die Schwerkraft nicht nöthig für die Entwickelung ist, so ist aus dem Versuche mit den rasch gedrehten und centrifugal sich einstellenden gleichfalls normal entwickelten Eiern auch nicht zu folgern, „dass die gestaltende Wirkung der Schwerkraft durch die Centrifugalkraft ersetzt werden könne", wie es RAUBER aus einem im gleichen Frühjahr angestellten Versuche mit Drehung von Fischeiern aber in einer wagrechten Ebene abgeleitet hat (s. S. 17, Anm).]

[**14**] Gegen die Sufficienz meiner Versuche für die daraus gezogene Folgerung könnten zwei Einwände erhoben werden. Einmal könnte man sagen, die Rotation um eine constante Axe sei eine so gleichmässige Bewegung, dass sie auch bei sehr langsamer Umdrehungsgeschwindigkeit schon eine gewisse Ordnung unter den Theilen von ungleichem specifischem Gewichte hervorzubringen vermöge; zumal in senkrecht zur Rotationsebene stehenden Linien. Somit könne sie vielleicht doch in etwas die richtende Wirkung der Schwerkraft ersetzen; und die Eier würden sich bei Aufhebung dieser ordnenden Wirkung nicht mehr entwickelt haben.

Um diesen Einwand zu entkräften, brachte ich bei der zweiten und dritten Wiederholung des ganzen Versuches an der langsam sich drehenden Nebenwelle noch ein 6 cm langes Reagenzglas an, in welchem von einander isolirte Eier in einer das Glas blos zur Hälfte erfüllenden Flüssigkeit lagen. In diesem Glase fielen bei jeder Umdrehung zweimal die Eier unter verschiedentlicher Ueberstürzung von dem einen Ende des Glases nach dem anderen; was bei einem Theile derselben immer zugleich mit seitlichen Drehungen verbunden war, so dass die Richtung der Eier zur Rotationsebene wenigstens bei jeder Umdrehung einmal geändert wurde. Auch diese „Ueberschlagseier“ entwickelten sich normal und die Furchungsaxe derselben fiel mit der Eiaxe zusammen. Die Embryonen waren von normaler Gestalt, aber klein und schwächlich.

Als zweiter Einwand könnte geltend gemacht werden, dass die Umdrehungsgeschwindigkeiten nicht genügend abgestuft gewesen wären, um mit Sicherheit den ganzen Eiinhalt der richtenden Wirkung der Schwere entziehen zu können. Man könnte sagen, dass zwar das Verhalten der Oberflächenschicht des Eies controllirt worden und dabei festgestellt worden sei, dass sie bei den Eiern auf der Hauptwelle centrifugal mit dem weissen Pole eingestellt war, während sie den Eiern an der Nebenwelle beliebig mit ihren beiden Theilen durcheinander stand, und somit hier in der That nicht durch eine äussere Kraft gerichtet wurde. Dies gelte indess aber nur für die Oberflächenschicht selber und erkläre sich dadurch, dass diese durch die Viscosität der [**15**] umgebenden Flüssig-

keit innerhalb der Eimembran an raschen Drehungen und damit an der Einstellung nach der Schwere verhindert gewesen sei. Im Innern des Eies hingegen sei vielleicht der flüssige Inhalt mit seinem ungleichen specifischen Gewichte durch die Trägheit und durch die Schwere fixirt worden; er sei der Umdrehung der Oberflächenschicht nicht gefolgt, und die Schwere habe somit in meinen langsamen Umdrehungsversuchen doch den wesentlichsten Theil des Eies, den Kern und seine Umgebung, fixirt. Dies würde an sich nur für die Stadien vor und während der ersten Theilungen von Bedeutung sein; wird aber dadurch ganz unmöglich gemacht, dass der Ei-Inhalt so dickflüssig ist, dass von einer so raschen Verschiebung seiner Theile bei der Kleinheit des Eies keine Rede sein kann; und dies gilt in noch erhöhterem Maasse für den Inhalt des microscopisch kleinen Furchungskernes, selbst wenn dessen Inhalt dünnflüssig wie Aether wäre. Geeignete Versuche mit dem Ei-Inhalt [vieler ausgepresster] noch der Gallerthülle entbehrender Eier erwiesen die Richtigkeit dieser Ableitung.

Somit können wir mit Sicherheit annehmen, dass meine Versuche sufficient waren, nicht blos die Oberflächenschicht, sondern das ganze Ei in seinem gesammten Inhalt der richtenden Wirkung der Schwere zu entziehen, und dass daher auch unser Schluss berechtigt ist, dass eine solche Wirkung für die Entwickelung der Froscheier nicht nöthig ist[1]). Weiteres s. S. 298.

[1]) Im Jahre 1894 hat O. Schultze Rotationsversuche an Froscheiern angestellt, und hielt dabei die Eier in Zwangslage, wie auch ich in einem Versuche (s. S. 269); er sorgte aber durch Einfügung der Eier in eine geschlossene Glasröhre dafür, dass die Eier trocken blieben, sodass jedes Ei ganz unbeweglich gegen seine, aussen am Glas fixirte Gallerthülle war; zugleich liess er noch vielmal langsamer als ich rotiren (in 1 bis 2 Stunden eine Umdrehung), und sah, dass dabei die Eier abstarben. Der Autor folgert aus diesem Ergebniss, dass die Schwerkraft doch zur Entwickelung unerlässlich nöthig wäre.

Auf die bezügliche Mittheilung auf der Anatomenversammlung zu Strassburg erwiderte ich Folgendes (Verhandl. d. anat. Ges. 1894, S. 146 u. f.):

„Zu dem Vortrage des Herrn O. Schultze „über die unbedingte Abhängigkeit normaler organischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft“ habe ich zunächst zu bemerken, dass ich nirgends behauptet habe, die Schwerkraft oder andere äussere Einwirkungen vermöchten nicht unter Umständen störend oder alterirend auf die Entwickelung zu wirken; sondern mein Aus-

III. Nichtnöthigsein gestaltender Einwirkung des Lichtes, der Wärme und des Erdmagnetismus zur normalen Entwickelung des Froscheies.

Prüfen wir noch kurz andere äussere Kräfte, welche auf das Ei einwirken und daher vielleicht einen richtenden Einfluss auf die Entwickelungs-Vorgänge ausüben könnten, so lässt sich weder

spruch, dass die Entwickelung des befruchteten Eies „Selbstdifferenzirung" ist, bedeutet, dass zur normalen Entwickelung äussere gestaltende Einwirkungen nicht nöthig sind" [s. oben S. 271].

„Aus Pflüger's Versuch mit dem Ergebniss, dass sogleich nach der Besamung schief oder fast umgekehrt aufgesetzte und in Zwangslage erhaltene Eier sich gleich normalen Eiern zuerst senkrecht und wagerecht furchen und an der oberen, obschon jetzt weissen Seite zuerst und kleiner sich theilen als auf der schwarzen Unterseite, habe ich nie eine besondere organisirende, „meridional polarisirende" Wirkung der Schwerkraft ersehen können; sondern da ich das von früheren Autoren blos vermuthete ungleiche specifische Gewicht der verschiedenen Dottersubstanzen experimentell nachgewiesen hatte und die halbflüssige Beschaffenheit derselben von den ersten Anstichversuchen (1882) her kannte, habe ich mit Bezugnahme auf meine frühere Aeusserung (von 1883, i. Nr. 16, S. 25) über die einstellende Wirkung der Schwerkraft auf die Theile des Froscheies abgeleitet, dass der Schwerkraft bei diesen Versuchen blos seine „einstellende" Wirkung auf die „ungleich schweren" inneren Theile zukommt, und dass bei solcher Zwangslage am noch nicht in mehrere Zellen zerlegten Ei nur die Eirinde fixirt wird (s. 1884, Nr. 19, S. 4 u. 5 und Nr. 20, S. 54). Born hat in demselben Frühjahr (1884) diese inneren Umordnungen an microtomirten Eiern direct nachgewiesen und gezeigt, dass der Kern nebst dem ihn umgebenden protoplasmatischen Dotter aufsteigt; und daraus hat er mit Recht die erwähnten Erscheinungen abgeleitet.

Dass die Schwerkraft zur Entwickelung des Froscheies nicht nöthig ist, bewies ich durch langsame, etwa 1—2 Minuten dauernde Umdrehungen der in nasse Watte verpackten Froscheier um eine wagerechte Axe bei einem Radius von 1—8 cm. Im Moment des Anhaltens des Rades standen die hellen Pole der in stark gequollener Gallerthülle befindlichen, also innerhalb der Gallerthülle drehbaren Eier jedes Kästchens nach den verschiedensten Seiten; dies bekundete, dass bei dieser Umdrehungsgeschwindigkeit weder die Schwerkraft, noch die Centrifugalkraft auf die Eier einstellend wirkte; denn wenn die Schwerkraft noch einstellend auf die Eier gewirkt hätte, so würden die weissen Pole nach abwärts gerichtet gewesen sein; wenn dagegen die Centrifugalkraft einstellend wirkt, wie es bei grösserer Umdrehungsgeschwindigkeit oder bei mehrmals grösserem Radius der Fall ist, so stellen sich die Eier alle mit ihrem weissen, aus specifisch schwererer Substanz gebildeten Pole radiär nach aussen ein.

Da in unserem Versuche also die Schwerkraft auf die Einstellung der Eier nicht richtend zu wirken vermochte, die Entwickelung gleichwohl aber in allen Stadien normal verlief, so ist zu folgern, dass zur normalen Entwickelung die bei ruhig stehenden Eiern stets vorhandene einstellende Wirkung der Schwerkraft auf die

dem Lichte, noch der Wärme, noch dem Erdmagnetismus eine solche die Richtung der besprochenen Gestaltungen beeinflussende Wirkung zuerkennen. Dies geht aus folgender Beobachtung hervor.

Wenn man mehrere Hundert Eier in demselben Glase stehen hat, auf welche jedes dieser Agentien in gleicher Richtung wirkt, [das Licht vom Fenster aus, die Wärme vom nahen Ofen aus (denn es wurde an Eiern aus dem Süden bezogener Frösche bereits von Ende Februar an experimentirt, während in Breslau noch Frost stattfand)], so sieht man sowohl die ersten Furchen wie später die Rückenfurchen derselben auch bei direct benachbarten Eiern beliebig durcheinander stehen. Wenn einmal mehrere Furchen parallel gerichtet sind und z. B. nach dem Fenster hin orientirt zu sein scheinen, so

Eier nicht nöthig ist. Ich habe ausserdem Versuche gemacht, aus denen hervorgeht, dass die inneren ordnenden Kräfte im Ei der Wirkung der Schwerkraft sogar in geringem Maasse direct entgegenzuwirken vermögen (s. Nr. 20, S. 19).

Pflüger hat ferner beobachtet, dass bei vollkommen senkrechter Umkehr des eben befruchteten, also noch ungefurchten Froscheies und bei Erhaltung in dieser Zwangslage die Entwickelung ausbleibt; Born hat gezeigt, in welcher Weise dabei die ungleich specifisch schweren Eisubstanzen durcheinander kommen. Aus diesem Versuche folgt, dass in dieser erzwungenen Stellung die Schwerkraft durch Veranlassung allzu starker Umordnung der verschiedenen Dottermassen störend auf die Entwickelung des Eies wirkt. O. Schultze's Versuch mit überaus langsamer, je 2—4 Stunden dauernder, fortgesetzter Umdrehung der fixirten Eier stellt nach meiner Meinung einfach eine Verstärkung der schädigenden Wirkung der Schwerkraft von diesem Versuche Pflüger's dar; wie Hr. Schultze denn auch mittheilte, dass die Eier dabei in toto grau wurden; ein Beweis, dass die verschiedenen Eisubstanzen sehr stark durcheinander gemischt worden waren.

Daraus aber, dass die Schwerkraft unter Umständen störend auf die Entwickelung wirken kann, ist nicht zu folgern, dass sie zur normalen Entwickelung nöthig sei. Es wäre ein falsches Princip, dass dasjenige, was die Entwickelung „störend" beeinflussen kann, darum auch zur „normalen" Entwickelung „nöthig" wäre; es kann mich z. B. jemand todtstechen, woraus jedoch nicht zu folgern ist, dass das Stechen zu meiner Entwickelung nöthig wäre. Die hier von O. Schultze gezogene Folgerung ist umso weniger zulässig, als durch den erwähnten Rotationsversuch von mir direct dargethan worden ist, dass die Entwickelung auch ohne die richtende Einwirkung der Schwerkraft normal zu verlaufen vermag". [Diese Darlegung hat jedoch keine überzeugende Wirkung auf meinen Gegner ausgeübt, wie aus seiner ausführlichen Abhandlung hervorgeht (s. O. Schultze, Ueber die Bedeutung der Schwerkraft für die organische Gestaltung. Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg 1894. Bd. 28, Nr. 2).]

belehrt die Betrachtung der übrigen Eier, dass hier blos eine zufällige Uebereinstimmung vorliegt.

[**16**] So dürfen wir also unsern Schluss verallgemeinern und sagen: Die „formale“ Entwickelung des Froscheies „bedarf“ keiner richtenden und gestaltenden Einwirkung von aussen; das befruchtete Ei trägt und producirt alle zur normalen Entwickelung nöthigen „gestaltenden“ Kräfte in sich selber: die „formale“ Entwickelung des befruchteten Eies ist ein Process vollkommener Selbstdifferenzirung (s. Nr. 22, S. 2).

Mit dieser Einsicht ist das Problem der formalen Entwickelung des befruchteten Eies etwas schärfer in seinem Wesen erkannt und bestimmter abgegrenzt worden; es wird daher vielleicht möglich sein, dasselbe nun auch mit mehr Aussicht auf Erfolg für sich in Angriff zu nehmen.

Vorstehende Untersuchung wurde vom 1. bis 15. März d. J. im hiesigen anatomischen Institut ausgeführt mit einem Versuchsmaterial, welches mir vom Collegen Born von seinen Versuchen freundlichst überlassen wurde.

Breslau, den 17. März 1884.

Nr. 20.

Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo.

Nr. III. Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Theilung des Froscheies.

1885.

Breslauer ärztliche Zeitschrift 1885, Nr. 6—9, vom 28. März an.

Separat-Abdruck, ausgegeben am 21. April 1885.

Inhalt.

Seite

Begriff der „Vorentwickelung" 280
Individuelle Entwickelung κατ' ἐξοχήν 281
Periode der organbildenden Entwickelung 281
Periode der functionellen Entwickelung 281
Von den Geschlechtszellen übertragene Gestaltungen (Evolution) . . . 283
Richtungsbestimmung im Ei 284
I. Früheste Zeit der Bestimmung der Richtung der Medianebene . . 286
Methode . 289
Ergebnisse . 290
Einstellung schwimmender unbefruchteter Eier 290
Einstellung schwimmender befruchteter Eier 291
Verstärkung der Ungleichheit des spec. Gewichtes durch die Befruchtung 291
Verhalten sich furchender Eier 291
Verhalten sich nicht furchender Eier 292
Eventuelle Fernwirkung zwischen Samen und Ei 293
Definition „befruchtender Wirkung" 294

Seite

Die entscheidende Einstellung erfolgt erst während der Befruchtung 295
Ordnung des Eimaterials entgegen der Schwerkraft 297

II. Bestimmung der Richtung der Medianebene durch den beliebig gewählten Befruchtungsmeridian 298

III. Aeussere Beeinflussung der Richtung der ersten Furche 301
a) Wirkung der Schwere bei Zwangslage 301
b) Wirkung künstlicher „Gestalt“ der Eier auf die Theilungsrichtung . 302

IV. Erfordernisse der Entwickelung der „mehrzelligen“ Organismen . 306
A. Richtige qualitative Materialscheidung 308
Bedeutung des Mechanismus der „indirecten“ Theilung 308
Mechanismus der „qualitativen Halbirung“ 308
Viele Qualitäten in jeder Microsomenscheibe 309
Mechanisches Princip der qualitativen Halbirung . . . 310
Princip der mechanischen Halbirung durch Emulsion . 311
Qualitativ „ungleiche“ Theilung 311
Bedeutung der Achromatintheilung 312
Widerlegung einer Auffassung Strasburger's 312
Widerlegung der Deutung Rabl's 313
Abnorme indirecte Kerntheilungen 314
B. Herstellung der typischen Anordnung der Theile 316
Selbstregulationsmechanismen 316
Annahme richtender Wirkung zwischen Zellleib und Zellkern und zwischen benachbarten Zellen . . . 317
Wirkt der electrische Strom richtend auf die Zelltheilung? . . 319
Strahlungen und Windungen im befruchteten Ei 321
(Abhängigkeit der Entwickelung von der Luft) 322
(Unabhängigkeit der Organanlage von der Lagerung der Luftquelle) 322

V. Bedeutung der ersten Furchungen 324
Verhalten in Zwangslage 325
a) Beziehungen zwischen „erzwungener“ Stellung der Eiaxe und der Richtung der ersten Furche 325
b) Beziehung zwischen der Richtung der ersten Furche und der Richtung der Medianebene bei Zwangslage 328
Wesen der „normalen“ Furchung 331
Entstehungsmöglichkeit der Doppelbildungen 332

VI. „Causale Bedeutung“ einiger Beziehungen der ersten Entwickelungsvorgänge zu einander 335
1. Ursache der ersten Theilung des Eies von Rana esculenta in Richtung der Symmetrieebene seiner Einstellung 335

Seite
Qualitative und richtende Wechselwirkungen zwischen Zellleib und Zellkern 337
2. Ursache der ersten Theilung des Froscheies quer zur Symmetrieebene der erzwungenen Einstellung desselben 338
3. Ableitung der normalen ontogenetischen Gestaltung . . . 341
Nächste Ursache der Gastrulation 342
4. Ursache der Entwickelung der Eier bei schiefer Zwangslage 343

[**1**] Bei dem Versuche einer vorläufigen causalen Analyse der bereits bekannten Entwickelungsvorgänge, mit welchem ich meine Bestrebungen zur causalen Begründung der Entwickelungsgeschichte begann, zeigte sich sehr bald, dass wir von den eigentlichen „Vorgängen" der individuellen Entwickelung nur sehr wenig wissen, da es fast immer nur die Producte dieser Vorgänge sind, welche wahrgenommen und in ihren formalen Resultaten beschrieben worden sind. Um so weniger ist es bis jetzt möglich gewesen, bereits einen das Wesen erhellenden Einblick in die causalen Zusammenhänge dieser geheimnissvollen Vorgänge zu gewinnen.

Einen der Gründe dieser Unkenntniss glaube ich darin finden zu müssen, dass es durchaus unbekannt ist, von welcher Basis aus die Entwickelung des Individuums anhebt; so dass wir nicht zu beurtheilen vermögen, was der von uns beobachtete Theil der Entwickelung seinem Wesen nach darzustellen hat, ob er blos eine Metamorphose von unendlich vielen, bereits in Ei und Samen vorhandenen Verschiedenheiten oder eine wirkliche Neuerzeugung einer unzählbaren Mannigfaltigkeit von einer nur wenig complicirten Anfangsstufe aus ist, wenn schon bezüglich der sichtbaren, formalen Bildungen nach C. Fr. Wolff's fundamentalem Nachweise an letzterem nicht mehr gezweifelt werden konnte.

Zufolge dieser Einsicht hielt ich es für angemessen, ausser in dem in Beitrag 1[1]) betretenen Wege der directen Inangriffnahme mehr

[1]) Nr. 18. Derselbe wurde vor dem Beginne der Ausarbeitung der hier folgenden Abhandlung verfasst, erschien aber in Folge des langen Latenzstadiums bei der betreffenden Zeitschrift erst nach dieser Abhandlung, was scheinbare Anachronismen in der Ordnung der Arbeiten und in der Darstellung veranlasst.

oder weniger vorgeschrittener Entwickelungsvorgänge den vorliegenden grossen Problemencomplex auch von der Seite seines „Anfanges" [2][1]) her in Angriff zu nehmen, und so zugleich die eigentlich vorliegende Aufgabe besser in ihrem Wesen zu bestimmen und die Reihe der Auffassungsmöglichkeiten zu beschränken. Es muss dabei ermittelt werden, in welchem Verhältniss Ei und Samenkörper ihrer Beschaffenheit nach zu der complicirten Beschaffenheit des aus ihnen hervorgehenden Individuums stehen.

Im Falle das Keimmaterial dieser Generatoren von jenem Zustande desselben an gerechnet, in welchem noch keine Sonderung in „einzelne" Eier oder Spermatozoen, oder besser von jenem Zustande an, in welchem auch noch keine Sonderung in weibliches oder männliches Material stattgefunden hat (sofern es überhaupt einen solchen Zustand giebt), bis zu dem Zustande, in welchem beide Theile fähig sind, sich zur Entwickelung eines Individuums zu vereinigen, Veränderungen erfährt, welche sich ihrerseits, unverändert oder verändert, auf das „Individuum" übertragen, so wird alsdann in der individuellen Entwickelung eine Periode zu unterscheiden sein, welche in zwei getrennten Bahnen sich vollzieht und von uns als **„Vorentwickelung"** bezeichnet werden soll. In dieser Vorentwickelung werden alle eventuellen Veränderungen zu verzeichnen sein, welche nicht für die vorübergehende Sonderexistenz von Ei und Spermatozoon und nicht für den Mechanismus der Copulation beider benöthigt sind, sondern welche von der ursprünglichen, noch nicht auf ein einziges Individuum angelegten Beschaffenheit des elterlichen Keimplasmas überführen zu Zuständen, welche nach der Befruchtung erhalten bleiben oder weiter fortgebildet werden (s. S. 74).

Dieser doppelläufigen „individuellen" Vorentwickelung steht gegenüber die „phylogenetische" Vorentwickelung, die Bildung des Keimplasmas auf dem Wege der Entwickelung des

[[1]) Die Paginirung im Text ist diejenige des Separatabdruckes aus der Breslauer ärztlichen Zeitschrift.]

ganzen Organismenreiches vom Anfang des Organischen an bis zur Herstellung des beiderseitigen Keimplasmas des (zu dieser Zeit selbst noch embryonalen) Elternpaares des uns interessirenden, werdenden Individuums. Diese letztere Periode umfasst somit alle durch Vererbung übertragbaren Erlebnisse sämmtlicher directen Vorfahren unseres Individuums. Die Untersuchung dieser Vorgänge und ihrer Causalzusammenhänge bildet ein Forschungsgebiet für sich [das der phylogenetischen Entwickelungsmechanik s. S. 60].

[**3**] Wir werden uns hier nur mit der directen Entwickelung des Individuums beschäftigen.

Es würde schwerlich der Lösung unserer Aufgabe förderlich sein, wenn wir, der Entwickelung selber folgend, mit der eingehenden Untersuchung der eventuellen Vorentwickelung beginnen und erst nach Lösung dieses Problemes zur eigentlichen individuellen Entwickelung, welche mit dem Acte der Befruchtung beginnt, weiter schreiten wollten. Es verspricht mehr Erfolg, mit dieser letzteren Periode anzufangen, deren Vorgänge sich leichter beobachten oder erschliessen lassen, da sie mehr direct wahrnehmbare Producte bilden, als die individuelle Vorentwickelung.

Diese individuelle Entwickelung *κατ' ἐξοχήν* wollen wir für unsere causalen Zwecke wiederum in zwei Abtheilungen theilen: in eine erste Periode, in welcher die einzelnen Organe angelegt und bis zur Befähigung zum Beginne einer specifischen Functionsweise ausgebildet werden, und in eine zweite Periode, innerhalb welcher diese Organe specifische Functionen ausüben, und, wie sich bereits mehrfach gezeigt hat, durch diese Functionsvollziehung zugleich in ihrer weiteren Ausbildung gefördert werden. Die erstere Periode will ich a potiori die **Periode der organbildenden Entwickelung** nennen, und die zweite soll als die **Periode der functionellen Entwickelung** bezeichnet werden. Man könnte den ersteren Abschnitt auch als Periode der selbstständigen Entwickelung (s. Nr. 4, S. 180 und Nr. 28, S. 666) dem letzteren Abschnitte, dessen Leistungen mit der Zeit immer mehr von der Function abhängig werden, gegenüberstellen, — sofern die Function als ein der eigentlichen Entwickelung fremdes Moment

betrachtet wird, welches blos secundär einen Antheil an der Ausbildung der bereits functionsfähigen Organe erlangt hat. Ueber die sachliche Berechtigung dieser Auffassung kann erst entschieden werden, wenn wir die Wirkungsprincipien der jetzt als „selbstständig" bezeichneten Entwickelung annähernd kennen. Gegenwärtig mache ich diese Distinction vorwiegend aus practischen Gründen, um von dem grossen Complex zumeist noch ganz unbekannter und daher nicht von einander zu sondernder Wirkungsweisen der ersteren Periode in der zweiten Periode einen beträchtlichen Theil zu gesonderter Untersuchung abzutrennen, welchem, wie es scheint, ein von den anderen ver- [4] schiedenes Princip zu Grunde liegt, dessen Wesen wir bereits näher getreten sind (s. Nr. 4, 7, 8 und 9).

Beide Perioden begrenzen sich gegen einander fast für jedes Organ des Körpers zu einer anderen Zeit (s. Nr. 4), da die verschiedenen Organe in sehr verschiedenen Phasen der individuellen Entwickelung ihre specifischen Functionen beginnen; so beginnen z. B. die das Blut bildenden und vertheilenden Organe schon bald nach dem Anfange der individuellen Entwickelung, die Augen oder die Grosshirnrinde erst in einem relativ späten Stadium der Entwickelung zu fungiren.

Nach Aufstellung dieser Unterscheidung wird daher von jedem einzelnen Organ höherer oder niederer Ordnung festzustellen sein, welchen gestaltenden Antheil an der Herstellung seiner Beschaffenheit im erwachsenen Individuum die functionellen Energien gehabt haben und welches nach Abzug dessen der übrig bleibende Antheil der unbekannten, im obigen Sinne „selbstständigen" Entwickelungsvorgänge, als das Product der specifischen Entwickelungsenergien, ist.

Die Leistungen der „functionellen Entwickelung" und ihre Causalzusammenhänge werden von mir in einer besonderen Serie von Untersuchungen unter dem Titel „Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung" behandelt, weshalb an dieser Stelle von ihnen abgesehen wird. Wir wenden daher unsere Aufmerksamkeit hier nur den Vorgängen der „organbildenden Periode" der individuellen Entwickelung nebst denen der individuellen Vorentwickelung zu. Von diesen beiden wird wiederum auf längere Zeit hinaus vorzugsweise die erstere uns beschäftigen.

Beginnen wir mit der Untersuchung dieser Periode der selbstständigen oder organbildenden Entwickelung, so fehlt es uns, wie erwähnt, schon an der Kenntniss dessen, womit sie selber einsetzt, von welcher Basis aus sie anhebt. Wenn wir zunächst das Morphologische bevorzugen, so fragt es sich daher, wie viel, resp. welche Formenverhältnisse des Embryo bereits in Ei oder Samen gesondert vorgebildet sind, um sich verändert oder unverändert auf den Embryo zu übertragen.

Obgleich nach C. Fr. Wolff die formale Entwickelung unter successiver Bildung neuer Formen vor sich geht, also „formale" Epigenesis ist, so [5] hat gleichwohl die weitere Forschung bereits dargethan, dass doch einige wesentliche Formverhältnisse direct von Ei und Samen auf den Embryo übergehen, also der Evolution zugehören.

Da nämlich Ei und Samen in ihren wesentlichsten Theilen den Bau einer Zelle besitzen, indem sie aus Zellleib und Zellkern bestehen, während weiterhin bei der Befruchtung nach W. Flemming, Strasburger, Hensen u. A. blos die einander entsprechenden Theile dieser Zellen miteinander verschmelzen, so stellt das aus ihnen hervorgehende Gebilde gleichfalls eine Zelle dar. Indem nun dieser Zustand bei der Entwickelung einfach erhalten bleibt oder, bei den höheren Organismen, unter einer Vermehrung dieser Zelle sich dadurch complicirt, dass diese Zelle durch vorzugsweise gemeinsame Theilung von Zellkern und Zellleib nach den Gesetzen: omnis cellula e cellula (Virchow) und omnis nucleus e nucleo (Flemming) immer neue Zellen liefert, so besteht auch das voll entwickelte Individuum wesentlich entweder blos aus einer Zelle oder aus einer Summe vieler Zellen, welche ihre allgemeine Zellstructur durch directe Uebertragung von Ei- und Samenzelle her überkommen haben, nebst den secundär von diesen Elementarorganen gelieferten Bildungen.

Ausser dieser groben Zellstructur besitzen jedenfalls Ei und Samenkörper noch specifische chemische Structuren und dynamische Metastructuren als Grundlage einerseits der allgemeinen Zellfunctionen, andererseits der specifischen Entwickelungsenergien (soweit letztere „Energien der

Lage“ sind), welche sich gleichfalls verändert oder unverändert übertragen. In diese nicht sichtbar zu machenden Verhältnisse werden wir aber nur sehr langsam und nur auf dem leicht zu Irrthümern führenden Wege grösserer Schlussketten einen Einblick gewinnen können. In Beitrag 1 (Nr. 18) habe ich Thatsachen mitgetheilt, welche in dieser Weise verwendbar sind, und es wird mein Bestreben sein, Weiteres nach dieser Richtung hin zu ermitteln.

Neben diesen feinsten Gestaltungen kann es aber trotz der formalen Epigenese Wolff's noch gröbere Gestaltungsverhältnisse, ja „Gestaltungen allgemeinsten Charakters“ geben, welche unverändert auf den Embryo übergehen. Dies sind die Richtungsverhältnisse, die Rich- [6] tungen von Materialordnungen, Materialbewegung [oder qualitativen Materialveränderungen], die Bildungsrichtungen, welche die Hauptrichtungen des embryonalen Leibes schon von vornherein fest bestimmen können, wenn sie auch erst relativ spät, erst mit der Anlage specieller Organe für uns direct wahrnehmbar werden.

Die vorstehenden Erwägungen haben mich seiner Zeit veranlasst, an diesem Puncte mit den empirischen Untersuchungen zu beginnen. (Nr. 16.)

Bekannt war nach dieser Seite hin bereits, dass an Eiern mit einseitig angeordnetem Nahrungsdotter schon eine Richtung des Embryo durch die Lagerungsbeziehung des Nahrungsdotters zum Bildungsdotter gegeben ist, welche beim Huhn der dorsiventralen Richtung, beim Frosch dagegen mehr der Richtung kopfschwanzwärts[1]) entspricht. Bei vielen anderen Eiern ist eine Richtung des Embryo durch das Vorhandensein einer Längsaxe des Eies gegeben. Meine Untersuchungen lehrten nun (Nr. 16), dass bei Rana esculenta schon zur Zeit der Bildung der ersten Furche am Ei durch die schiefe Einstellung der Eiaxe, welche einen Theil des weissen Poles als halbmondförmigen Saum an die obere Hemisphäre bringt, auch schon über dorsal und ventral des künftigen Embryo entschieden ist, indem die dorsale Seite des Embryo stets an der durch diesen hellen Saum bezeichneten Seite des Eies angelegt wurde. Weiterhin

[1]) Genaueres s. Nr. 23, S. 701].

zeigte sich, dass die erste Furchungsebene bereits die Medianebene des künftigen Embryo darstellt, so dass also die Hauptrichtungen des Embryo schon am Anfange der eigentlichen individuellen Entwickelung fest normirt sind. Aehnliche Verhältnisse haben die Untersuchungen von Ch. Julin, van Beneden über einige Wirbellose ergeben; und J. P. Nuel hat bezügliche Angaben über das Ei von Petromyzon Planeri gemacht.

Diese Kenntnisse sind indess noch nicht genügend für die Erledigung unserer Frage nach den von Ei und Samen auf den Embryo sich übertragenden Richtungen; und noch weniger sind sie es für das eigentliche Ziel unseres Strebens, für den Einblick in die „Ursachen" dieser Bestimmungen.

[7] Fragen wir zunächst nach den Ursachen der bereits bekannten Thatsachen, so ist es am leichtesten, eine solche für die schon am unbefruchteten Froscheie gegebene Richtung kopfschwanzwärts aufzufinden, da sie offenbar in der bipolaren Anordnung des Keimplasmas und des Nahrungsdotters beruht, also in dem Vorhandensein zweier differenter, von einander gesonderter Massen, deren Massenmittelpuncte natürlich eine Richtung fest normiren. Doch wissen wir noch nicht, ob die Richtungsbestimmung für den Embryo gerade durch die Massenmittelpuncte selber oder durch eine andere, vielleicht zugleich von der „Form" der Massen abhängige Beziehung ursächlich vermittelt wird, und ob überhaupt die Lagerungsbeziehung dieser Theile von vornherein schon eine feste ist [s. S. 120].

Zunächst können wir dabei blos fragen, warum immer das Kopfwärts resp. Dorsal auf Seiten des *„Keimplasmas"* [besser des Bildungsdotters], das Schwanzwärts resp. Ventral nach dem Nahrungsdotter hin gerichtet ist. Eine functionelle Veranlassung dafür ergiebt sich aus der Bestimmung des Nahrungsdotters, von bestimmten Zellen, welche als Verdauungsorgane fungiren, aufgezehrt zu werden, so dass also diese dem Entoblast entsprechenden Zellen in nachbarschaftlichen Beziehungen zum Nahrungsdotter liegen, und am einfachsten also auch schon entstehen müssen, wenn nicht überhaupt die Ausübung dieser Function schon eine noth-

wendige Vorbedingung oder gar Ursache der Anlage und Ausbildung der Zellen des Verdauungstractus dieser Thiere ist. Es erhellt, dass dieses letztere Causalverhältniss nur für diejenige Stelle des Entoblast, welche am frühesten, welche vielleicht vom Momente ihrer Anlage an fungirt, unerlässlich zu sein brauchte, um damit auch den Anlageort des ganzen mit ihr zusammenhängenden, in anderer Weise und erst viel später fungirenden Verdauungsstratums zu bestimmen. Die Verschiedenheiten der genaueren Lagerung beim Vogel- und Froschei erscheinen daneben von untergeordneter Bedeutung; denn es ist für diesen Hauptzweck unwesentlich, ob der Nahrungsdotter mehr an einer Seite oder mehr gleichmässig auf resp. unter dem Entoblast liegt; dies steht offenbar auch mit den ungleichen Mengen von Nahrungsdotter bei diesen verschiedenen Eiern in Zusammenhang, da diese Ungleichheiten nach Balfour und Haeckel auch schon den [**8**] Mechanismus der Furchung und damit die ganzen ersten Anlagen alteriren.

Schwieriger ist es, über die eventuellen Ursachen, welche die beiden anderen Richtungen bestimmen, eine Vorstellung zu gewinnen; und bei solchem Bestreben tritt uns entgegen, dass wir die „**Zeit**“ dieser Bestimmung noch nicht genau genug kennen; denn wenn sie gleichfalls schon vor der Befruchtung normirt wären, so würden dadurch die „ursächlichen“ Möglichkeiten andere sein, als wenn diese Normirung erst während oder nach der Befruchtung geschieht.

I. Früheste Zeit der Bestimmung der Richtung der Medianebene[1]).

Für die daher zunächst nothwendige genaue Untersuchung des zeitlichen Verhaltens dieser Richtungsbestimmung ist es nöthig, uns klar zu machen, was zum Zwecke dieser beiden letzten Richtungsbestimmungen noch erforderlich ist, nachdem schon eine Bildungaxe und die Entscheidung über die Qualität ihrer beiden Enden als kopf- und schwanztheilig gegeben sind. Durch diese eine

[1]) Die Abschnittüberschriften in dieser Abhandlung sind sämmtlich erst dem Wiederabdruck eingefügt worden.]

Axe können unendlich viele Ebenen als künftige Medianebenen des Embryo gelegt werden; wenn von diesen eine als solche bestimmt worden ist, so fragt es sich noch, an welchen von beiden Theilen derselben das Ventral resp. Dorsal entstehen soll. Es sind also, analytisch betrachtet, noch zwei Entscheidungen zu treffen, welche daher auch zeitlich und ursächlich von einander getrennt sein können. In letzterem Falle würde die Medianebene blos das Material der beiden Antimeren scheiden, dieses Material jederseits aber in sich noch so gleichartig beschaffen oder gemengt sein, dass das Dorsal oder Ventral an sich erst noch durch eine besondere Ursache different gemacht werden müsste. Andererseits aber können beide Bestimmungen auch ursächlich und zeitlich zusammenfallen, sofern der Bildungsvorgang der Art ist, dass auf irgend einer nicht in der bereits gegebenen Axe gelegenen Stelle des Eies Material entsteht oder sich ansammelt, welches seiner Natur nach nur einen dorsalen oder ventralen Theil bilden kann. Dann ist durch die Lage dieses einzigen besonders qualificirten Punctes mit dem Dorsiventral zugleich auch die Lage der Medianebene normirt.

Dies sind indess nur die Minimalbedingungen, welche noch für die vollkommene Axenbestimmung des Embryo zu erfüllen sind. Es ist selbstverständlich, dass in Wirklichkeit [**9**] die Verhältnisse viel complicirter sein können, indem z. B. statt eines einzigen differenten Theiles, von welchem aus dann alle übrigen Theile geordnet und bestimmt werden müssten [Epigenesis], tausend verschiedene Theile zugleich eine bestimmte Lagerung oder Veränderung erfahren können, welche über Dorsiventral entscheidet, obgleich, wie dargethan, schon jeder einzelne zu dieser Bestimmung genügt haben würde. Es wird eine spätere Aufgabe sein, die specielle Natur dieser Verhältnisse zu vermitteln; zunächst soll unser Bemühen nur das Zeitliche dieser Bestimmung festzustellen suchen.

Da unter normalen Verhältnissen bei der schiefen Einstellung der Eiaxe von Rana esculenta das Dorsal durch den hellen Saum der von oben sichtbaren Eihälfte gegeben ist, und da weiterhin dieser Saum durch die erste, wie erwähnt, die Medianebene des Embryo dar-

stellende Furche stets symmetrisch getheilt, also halbirt wird, so scheint hier der Fall vorzuliegen, dass eine qualitative Verschiedenheit mit dem Dorsal zugleich die Medianebene bestimmt.

Es fragt sich nun, wann diese Verschiedenheit, welche die Richtung der Medianebene des Embryo im Ei bedingt. selber normirt wird.

Auch das unbefruchtete Ei der R. escul. stellt sich mit seiner Axe schief ein; und sofern diese Einstellung identisch ist mit derjenigen zur Zeit der ersten Furchung, so würde also in der That schon am unbefruchteten Eie die Lagerung des künftigen Embryo in allen Hauptrichtungen vollkommen gegeben sein; wonach der „formalen Evolution" also ein sehr erheblicher Antheil an der Entwickelung zukäme; und der Samenkörper würde nur in verhältnissmässig „untergeordneter" mehr auf das Einzelne beschränkter oder gar blos anregender Weise sich an der Entwickelung des Individuums betheiligen.

Dagegen könnte der Antheil des Spermatozoon an der Ontogenese ein noch fast dem Ei „gleichwerthiger" sein, wenn z. B. durch die Richtung seiner Copulation mit dem Eikern die noch fehlende eine Richtung zur Fixirung der Medianebene und vielleicht sogar die Entscheidung über die Lagerung des Dorsal und Ventral bestimmt würde.

Je nach der Entscheidung dieser Frage müsste sich auch unsere Auffassung über die erste Zeit und die Ursache der Entstehung der Doppelbildungen mit vollkommener und unvollkommener Verdoppelung der Axenorgane richten. Schon jetzt spricht aber gegen eine Bestimmung aller Axen des [**10**] Embryo vor der Befruchtung die wichtige Beobachtung H. Fol's[1]), dass er beim Eindringen von mehreren Spermatozoen in das Ei eine mehrfache Urmundbildung entstehen sah.

Zu dem Versuche, diese fundamentale Frage am Froschei zu entscheiden, waren besondere Vorrichtungen nöthig. Denn einmal bietet das Froschei keine geeigneten Differenzirungen dar,

1) H. Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. 1879.

welche zu controlliren gestatten, ob genau dieselbe Einstellung vor und nach der Befruchtung vorhanden ist; denn unter derselben Einstellung ist nicht blos die Neigung der Eiaxe, welche direct beobachtet werden kann, zu verstehen, sondern auch die Erhaltung immer desselben „obersten“ Meridianes. Um die Einstellung dieses Meridianes controlliren zu können, klebte ich an die Gallerthülle des Eies ein Stückchen Haar. Damit nun aber das Ei sich nicht innerhalb dieser Hülle drehen könne, musste die Quellung derselben in Schranken gehalten werden. Das Ei war daher in eine Flüssigkeit zu bringen, welche neben geeignet hohem specifischem Gewichte, um das Ei schwimmend zu erhalten, eine zu starke Quellung der Gallerthülle nicht gestattete und zugleich die Spermatozoen nicht schädigte.

Nach mehreren Versuchen erwies sich folgende Methode als die brauchbarste. Das Ei wurde nur wenige Minuten in die Samenflüssigkeit gethan und darin zugleich mit dem Haar armirt. Danach wird es unter sorgfältigster Vermeidung der Entstehung von Luftbläschen am Ei in ein kleines Glas übertragen, welches am Grunde Quecksilber zum Zwecke der Spiegelung der Unterfläche des Eies und darüber eine dicke Lösung von reinstem Gummi arabicum als Menstruum enthält. Leider wirkte die zum Schwimmen der Eier geeignete Gummilösung direct wasserentziehend auf die Gallerthülle, so dass sich das Ei in Folge des gestiegenen specifischen Gewichtes zu Boden senkte, sofern nicht rechtzeitig noch dickere Lösung zugesetzt wurde; womit aber natürlich ein Circulus vitiosus eingeleitet war, welcher es ausserordentlich schwer machte, das Ei bis zum Eintritt der Furchung schwimmend zu erhalten, zumal die Gummilösung wohl auch auf
[**11**] den Samen, selbst wenn er schon in die Gallerthülle eingedrungen war, noch nachtheilig einwirkte, da sich die grosse Mehrzahl der Eier nicht furchte.

Nach der Uebertragung in das Menstruum nahm das schwimmende Ei rasch eine bestimmte Stellung ein, zu welcher es auch, nach mehrfachem Anstossen von verschiedenen Seiten her, immer wieder zurückkehrte. Nach solcher Prüfung wurde sofort die Stellung durch Abbildung der oberen oder unteren Hemisphäre nebst Angabe der Dicke der Gallert-

hülle und der Stellung des Haares abgezeichnet und weiterhin alle fünf bis zehn Minuten controllirt, um alle eventuellen Stellungsveränderungen rechtzeitig zu bemerken und gleichfalls zu fixiren. Anfänglich wurden die Eier nur zwei Minuten im Samen gelassen und dann sogleich in das Menstruum übertragen. Da sie sich aber nicht furchten, und da zugleich in den ersten zehn Minuten keine Aenderung bemerkt wurde, so liess ich die späteren Eier vier Minuten im Samen. Um die Samenkörper recht tief in die Gallerthülle eindringen zu lassen, ehe die schädliche Wirkung der Gummilösung begann, wurden die Eier noch zuvor vier bis sechs Minuten an der Luft gehalten, weil sie, zum Zwecke der Verhütung zu starker Quellung, nicht so lange im Samen verbleiben durften.

Bei jedem Versuche wurden zum Vergleich „unbefruchtete" Eier in der gleichen Weise behandelt und in ihrem Verhalten beobachtet; nur dass sie statt in Samen in filtrirtes Oderwasser gelegt wurden. Ausser den Eiern von Rana esculenta stellten auch die schwimmenden unbefruchteten Eier von „Rana fusca" sich mit ihren Eiaxen meist stark geneigt ein. Von 14 Eiern, deren erste Einstellung vier bis zwölf Minuten nach dem Momente der Einlegung in Wasser aufgezeichnet wurde, haben elf Stück in den ersten drei Stunden ihre Einstellung nicht geändert; bei den meisten fand sogar erst nach fünf, bei einigen erst nach zwanzig Stunden eine solche Aenderung statt. Zwei Eier dagegen haben sich fortwährend langsam gedreht; eines desgleichen, aber erst nach ein und einhalb Stunden. Die Aenderungen betrafen sowohl die Neigungen der Eiaxe wie den obersten Meridian. In zwei Fällen änderte sich auch die Stellung der Eiaxe zum Haar, ein Zeichen, dass das Ei sich innerhalb der Gallerthülle drehen konnte.

[**12**] Das Resultat ist also, dass bei „unbefruchteten" Eiern während der ersten Stunden nach dem Einlegen in Wasser zumeist keine innere Umordnung des ungleich specifisch schwereren Materiales stattfindet, welche zu einer Verlagerung des Schwerpunctes führt. In selteneren Fällen war dagegen eine stetige Umordnung wahrnehmbar.

Von 47 Eiern, welche in Samen eingelegt waren, bildeten blos acht die erste Furche, keines theilte sich weiter; ein Zeichen der starken Schädigung, welche durch die Gummilösung hervorgebracht wurde. Es wird von Interesse sein zu ermitteln, ob dies durch Schädigung des Samens in der Art bedingt ist, dass er blos noch den ersten primärsten Entwickelungsvorgang hervorzubringen vermag, so dass also gleichsam seine feineren Eigenschaften alterirt wurden und er daher blos eine „*Partialbefruchtung*“ zu vollziehen im Stande war, oder ob eine dauernde Schädigung des Eies durch die Gummilösung stattfindet; eine Frage, welche vielleicht durch baldiges Uebertragen des Eies aus der Gummilösung in Wasser zu erledigen sein wird.

Es war deutlich bemerkbar, dass die Eier nach der Befruchtung viel rascher in ihre Einstellung zurückkehrten, wenn sie aus derselben entfernt worden waren, als vor der Befruchtung, wodurch meine erste bezügliche Mittheilung vervollständigt wird [s. S. 261]. Der weisse Pol wurde nach der Befruchtung meist sogar so rasch wieder nach unten gewendet, dass es schwer war, ihn überhaupt durch blosses Umstossen des Eies sichtbar zu machen. Also hatte sich der Unterschied im specifischen Gewichte der schwarzen und weissen Hemisphäre durch die Befruchtung ausserordentlich vergrössert[1]). Dagegen kam es bei manchen „unbefruchteten“ Eiern vor, dass sie überhaupt in jeder ihnen gegebenen Stellung sich schwimmend erhielten; [ihr Schwerpunct lag also im Centrum des Eies].

Die später gefurchten Eier gehörten sämmtlich der Rana „fusca“ an und hatten anfangs eine Neigung ihrer Eiaxen von ca. 90°, 60°, 50°, 50°, 30°, 20°, 20°, 20°; sie veränderten ihre Neigung schon 13 bis 30 Minuten nach der Besamung, einmal erst nach 90 Minuten, und zwar um zur „senkrechten“ Einstellung der Eiaxe über-
[**13**] zugehen, welche meist in Zeit von ein bis zwei Stunden, also noch vor der Copulation der beiden Pronuclei erreicht

[[1]) Ueber das Principielle solcher Aenderungen siehe M. Verworn, die Fähigkeit der Zelle, activ ihr specifisches Gewicht zu verändern. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 53. 1892. S. 141. Hier dagegen beruht die Aenderung wohl wesentlich auf verstärkter Ansammlung des Bildungsdotters an einer (vorher bestimmten?) Stelle, s. S. 295].

war. Diese Einstellung erfährt dann, wie nach den Beobachtungen an in Wasser befindlichen Eiern zu schliessen ist, auch während der Furchung keine Aenderung mehr.

Ich hatte bei der Verwendung der Ranae fuscae gehofft, dass sich unter den vielen Eiern auch einige mit dauernder Schiefstellung der Eiaxe finden würden, da ich solches Verhalten im vorigen Jahre einige Male beobachtet hatte [s. S. 257]. Diese würden dann statt der Eier von Rana esculenta, von denen wegen ihrer grossen Empfindlichkeit gegen Schädlichkeiten sich leider keines gefurcht hat, haben erkennen lassen, ob die schiefe Einstellung nach der ersten Furche mit derjenigen vor derselben identisch ist.

Das Genauere der stattgefundenen Eibewegungen ist nicht leicht aus den Diagrammen der einzelnen Einstellungen zu entnehmen. Ich bediente mich zu diesem Zwecke einer zur Hälfte geschwärzten Wachskugel, an welche für jedes einzelne Ei ein Holzstäbchen, entsprechend der Stellung des Haares am Ei, angedrückt wurde, so dass durch Nachahmung der aufgezeichneten Einstellungen blosse Drehungen des Eies durch äussere Kräfte, Verschiebungen desselben innerhalb der Gallerthülle, und Drehungen des Eies durch Verlagerung des Schwerpunctes auseinandergehalten werden konnten. Die letzteren zerlegte ich der Uebersicht wegen in Stellungsänderungen eines charakterisirten Eidurchmessers, der Eiaxe, und in Umdrehungen um diesen Durchmesser. Es zeigte sich, dass mit dem Uebergang der anfangs schrägen Eiaxe zur senkrechten Einstellung bei Rana fusca zugleich mehr oder weniger grosse Umdrehungen, im Maximum von 100°, um die Eiaxe verbunden waren, ein Beweis, dass nicht eine einfache Senkung des unteren Endes der Eiaxe auf dem nächsten Wege stattfand.

Die in Samenflüssigkeit befeuchteten Eier, welche sich nicht furchten, boten ein sehr verschiedenes Verhalten dar, welches indess wohl mit Recht auf die beiden bisher kennen gelernten Fälle zurückgeführt werden muss. 18 von 39 Eiern [**14**] änderten nämlich ihre Einstellung mehrere Stunden lang gar nicht, verhielten sich somit ganz wie unbefruchtete Eier. Da wir nun in der Gummilösung eine Schädlichkeit kennen gelernt haben, und da die bezüglichen Eier

immer die letzten jeder Versuchsserie bildeten, wo der Samen schon gelitten hatte, so ist die Annahme wohl zulässig, dass diese Eier überhaupt nicht befruchtet worden waren.

Die übrigen Eier änderten ihre Einstellung, doch zumeist erst nach ein bis zwei Stunden, nur eines schon nach 32 Minuten. Die Neigung der Eiaxe wurde zumeist vermindert, bei R. fusca manchmal bis zur senkrechten Einstellung, bei R. esculenta dagegen weniger; zugleich fanden häufig 60—80° betragende Umdrehungen um die Axe statt, so dass sich ein anderer Meridian nach oben einstellte als anfangs. Das Verhalten war also wesentlich wie bei den sich furchenden Eiern. Nur eine unvollkommene Wirkung der Befruchtung machte sich dadurch bemerkbar, dass sich die Eiaxen der Ranae fuscae meist nicht bis zur senkrechten Einstellung drehten; und ausserdem fällt die Verzögerung in dem Beginne der inneren Umordnungen auf. Letztere ist indess vielleicht einfach aus der Schwächung der Samenkörper und dem dadurch verzögerten Eintritt des Samenkörpers in das Ei erklärbar, oder wenn die darauf gerichtete weitere Untersuchung dies nicht bestätigen sollte, auf eine schwächere Wirkung und langsameres Vordringen des Samenkörpers innerhalb des Eies zurückzuführen.

Umgekehrt ist bei den sich furchenden Eiern der baldige Eintritt der Stellungsänderung schon 15 Minuten nach dem Einlegen in Samen auffällig, da O. Hertwig[1]) die Samenthierchen erst eine Stunde nach dem Einlegen in den Samen durch die dicke Gallerthülle hindurch und oben in das Ei eingedrungen vorgefunden hat[2]). Man könnte danach mit Kupffer und Benecke[3]) annehmen, dass schon par distance eine alterirende Wirkung zwischen Spermatozoon und Ei stattfinde, oder aber dass je nach Umständen, vielleicht bei [**15**] etwas höherer Temperatur (?), die Samenkörner rascher

[1]) O. Hertwig, Beitr. zur Kenntn. d. Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Theil II. Morph. Jahrb. III, S. 46, 1877.

[[2]) Newport (Philos. Transact. Roy. Soc. Bd. 144, S. 229, 1854) giebt an, dass erst 30 Minuten nach der Befruchtung der Samen die Gallerthülle des Froscheies durchsetzt habe.]

[3]) Kupffer, C. und B. Benecke, der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Königsberg 1878.

die Hülle durchdringen, oder dass das Durchdringen der Eirinde selber vom Momente der Berührung des Eies an längere Zeit in Anspruch nimmt. So lange erneute Versuche die letzteren Eventualitäten nicht direct widerliegen, wird man ihnen wohl den Vorzug zu geben haben. Von hohem Interesse bleibt jedenfalls, dass wenn nicht schon früher so bereits von der ersten Berührung zwischen Samenkörper und Ei an solche Substanzumordnungen vor sich gehen; und somit schon eine erhebliche gestaltende Wirkung des Samenkörpers auf das Ei stattfindet, ehe noch die Copulation der Kerne sich vollzogen hat, welche nach O. HERTWIG[1]) erst eine bis ein und eine halbe Stunde später vor sich geht.

Ob man diese Gestaltung bereits als eine **„befruchtende“ Wirkung** bezeichnen will, wird davon abhängen, was man eigentlich unter Befruchtung zu verstehen hat, wovon wir leider, abgesehen von den sichtbaren morphologischen Vorgängen der Copulation, noch keine specielle, irgendwie durch Gründe vor anderen Möglichkeiten bevorzugte Vorstellung haben. Ich bin aber dafür, dass jede gestaltende Wirkung, wie überhaupt jede Wirkung des Samenkörpers auf das Ei, als eine „befruchtende“ zu bezeichnen ist, welche eine normale Bildung des Embryo oder die nothwendige Vorstufe einer solchen darstellt.

Die Art der Entstehung dieser Wirkung angehend, so kann, nach der Lage der Pigmentstrasse des Samenkörpers im Eie (VAN BAMBEKE, G. BORN) zu schliessen, da derselbe zwar an verschiedenen Stellen des schwarzen Poles eindringt, aber sich dann nach der Eiaxe hin bewegt, diese Umordnung der Eisubstanzen vielleicht mit dem Samenkörper selber, etwa mit einer Gruppirung des specifisch leichteren Bildungsdotters um den Samenkörper in Zusammenhang gebracht werden; eine Auffassung, welche jüngst von O. HERTWIG (loco cit.) auf Grund von vorliegenden Beobachtungen an Fischeiern und an den Eiern Wirbelloser näher begründet worden ist.

1) O. HERTWIG. Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena 1884, S. 16.

Bezüglich der momentanen Contactwirkung zwischen Ei und Samen ist ein Analogon aus dem Bereiche chemischer [**16**] Veränderungen zu erwähnen, darin bestehend, dass nach VAN BENEDEN[1]) das Spermatozoon der Ascaris megalocephala in dem Momente der Berührung mit dem Ei schon sich derart chemisch verändert, dass es mit Carmin färbbar wird.

Wenn nun auch gerade die Eier von Rana esculenta, die wegen der schiefen Stellung der Eiaxe für uns besonderes Interesse besitzen, sich nicht gefurcht haben, so dürfen wir doch wohl annehmen, dass sie sich im Falle der Furchung nicht in der Weise anders verhalten haben würden, dass sie sich etwa gleich den unbefruchteten Eiern gar nicht gedreht hätten, da doch immer die ersten befruchteten, wenn auch nicht gefurchten Eier jeder Serie sich gedreht haben. Somit können wir also auch für Rana esculenta das an den Eiern der Rana fusca vollständig beobachtete Resultat aussprechen, dass die vor der Befruchtung bestehende Neigung der Eiaxe und Einstellung des obersten Meridianes in der Regel nach der Befruchtung nicht erhalten bleibt. **Es stellt also diejenige physiologische schiefe Einstellung des Eies von Rana esculenta, welche für die Lage der ersten Furche und damit der Medianebene des Embryo am Eie bestimmend wird, sich erst während der Befruchtung her**[2]). (Weiteres s. Nr. 21, S. 63.)

1) ED. VAN BENEDEN. Recherches sur la maturation de l'œuf et la Fécondation Arch. de Biologie 1883, T. IV. Auch separat erschienen. Leipzig 1883.

[2) Zu dieser Verlegung des Schwerpunctes genügt schon das Vermögen, den Bildungsdotter unter den schwarzen Theil der Eirinde zu sammeln. Wenn dies auf allen Seiten gleichmässig geschieht, so muss der Schwerpunct in die „Eiaxe" fallen, da diese ja blos die mittlere Verbindungslinie der schwarzen und weissen Eirinde darstellt. Ist diese Ordnung nicht auf allen Seiten gleichmässig, so resultirt eine entsprechende seitliche Verlagerung des Schwerpunctes von der Eiaxe und damit eine entsprechende Schiefstellung der letzteren. Diese Verhältnisse lassen sich also sehr leicht ableiten. Doch scheint bei der Rana esculenta sich auf der einen Seite eine besonders beschaffene Substanz zu sammeln (s. Nr. 21, S. 163 Anm. und 198).

Bei Rana fusca können wir also sagen: Die typische, um die Eiaxe nach allen Richtungen dem specifischen Gewichte nach gleiche Anordnung der Dottersubstanzen des unbefruchteten Eies wird erst durch die „Vorwirkung" der Besamung her- resp. wieder hergestellt.

An Teleostiereiern sehen wir die Keimscheibe erst längere Zeit nach

Die Stellungsänderungen sowohl der Eiaxe wie des obersten Meridianes waren bald gross, bald gering und standen beide in keiner constanten Beziehung ihrer Grösse zu einander; es steht daher auch der Annahme nichts im Wege, dass einmal blos eine Neigungsänderung der Eiaxe oder auch diese nicht eintritt, trotz stattgehabter Befruchtung.

Was dürfen wir aus diesem Ergebniss bezüglich unserer Frage nach der Zeit der Bestimmung der Richtungen schliessen? Hätte sich gezeigt, dass die Eieinstellung vor und nach der Befruchtung ganz dieselbe bleibt, so konnte positiv abgeleitet werden, dass das Dorsal und Ventral des künftigen Embryo schon am unbefruchteten Eie fest bestimmt sind. Bei dem negativen Ergebniss hingegen ist in dieser Hinsicht kein sicherer Schluss zu ziehen. Denn wenn wir auch gesehen [**17**] haben, dass das leichteste resp. schwerste Material des Eies sich während der Befruchtung an einer anderen Stelle sammelt als vor derselben, so wissen wir doch nicht, ob nicht diese Stelle schon vorher bestimmt war. Letzteres ist bezüglich der Anordnung des Materials zur Eiaxe bei R. fusca sogar evident der Fall, da sich hier der Schwerpunct in die Eiaxe einstellte oder doch mit wenigen Ausnahmen ihr entschieden zustrebte. Man kann daher mit gutem Grunde die Vermuthung äussern, dass diese Umordnung vielleicht blos die Wiederherstellung der eigentlichen natürlichen Anordnung der Eisubstanzen sei; denn eine Ursache, welche vor der Befruchtung das Material aus seiner natürlichen Ordnung zu bringen strebt, ist fast bei allen Eiern vorhanden, da die Eier im Eierstock und Uterus sich in Zwangslage befinden, dabei aber mit ihren Eiaxen fast beliebig,

der Befruchtung sichtbar werden; indem sich das vorher vertheilte Protoplasma gegen eine Stelle der Peripherie zusammenzieht. Dasselbe geschieht, wie ich fand, auch erheblich eher nach der Befruchtung als normal (auch ohne Befruchtung?), in Folge von electrischer Reizung des Eies (s. Nr. 25, S. 105); es besteht somit auch hier eine Prädisposition zur Ansammlung des Bildungsdotters an einer Stelle; doch wissen wir nicht, ob hier diese Stelle etwa erst durch die Befruchtung bestimmt wird. Beim Frosch dagegen ist diese Stelle schon vorher durch die braune Rinde der Hauptsache nach gegeben; doch kommt daneben auch der Befruchtung noch ein ordnender Einfluss zu (s. Nr. 21, S. 204)].

nur mit einem kaum sicher feststellbaren Ueberwiegen der Abwärtswendung der weissen Pole durcheinander gerichtet sind und bereits aus ungleich schwerem Material zusammengesetzt werden. Ich habe in Beitrag 2 (s. S. 260) mitgetheilt, dass selbst unreife Eier von erst der halben natürlichen Grösse sich beim Schwimmen in Wasserglas mit dem weissen Pole nach unten einstellen, und dass dasselbe auch mit jedem beliebigen Stückchen des Eies, welches schwarze und weisse Substanz enthält, der Fall ist. Diese ungleich schweren Materialien müssen daher bei Zwangslage der Eier in schräger Stellung der Axe eine Neigung haben, sich nach der Schwere zu ordnen; dieses könnte um so vollkommener vor sich gehen, als das Weibchen vor der Befruchtung Tage lang ruhig sitzt.

Es müssen somit im Eie Kräfte wirksam sein, welche schon zur Zeit der typischen Ordnung der ungleich schweren Substanzen „der Schwere entgegen" diese Ordnung herstellen und danach sie erhalten. Diese Kräfte wirken voraussichtlich auch während der Lagerung der Eier im Uterus noch; sie sind aber vielleicht gegenüber der stetig in derselben Richtung umordnenden Tendenz der Schwere nicht ganz zureichend. Dieselben erfahren wohl, nach den mitgetheilten Versuchen zu schliessen, während der Befruchtung eine Steigerung[1]); [**18**] diese Steigerung ist indess ihrerseits wieder, wie wir aus Born's Beobachtungen über die inneren Strömungen bei Zwangslage[2]) ersehen, keineswegs ausreichend, um das Material bei jeder Stellung der Eiaxe in normaler Anordnung zu erhalten. Die active Ordnung des Materiales während der Befruchtung, welche zugleich mit Erhöhung der Ungleichheiten des specifischen Gewichtes verbunden ist, brauchte im Minimum blos in einer Sammlung der gleichartigen Substanzen zu bestehen und so, vielleicht entsprechend dem Verhalten bei Rana esculenta,

[1]) Andererseits ist auch vielleicht das protoplasmatische Gerüst des unbefruchteten Eies noch etwas weniger weichflüssig, als nach seiner Anregung zur Thätigkeit im befruchteten Eie, sodass aus diesem Grunde trotz der tage- ja wochenlangen Zwangslage nicht annähernd so hochgradige Störungen im Innern entstehen, wie sie im befruchteten Eie bei gleicher Lage innerhalb weniger Stunden stattfinden (s. Nr. 21, S. 179).]

2) G. Born. Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Breslauer ärztl. Zeitschr. Nr. 8. 1884.

keine besonders hervortretende Tendenz haben, den Schwerpunct gerade in die Eiaxe zu verlegen. Da letzteres aber bei Rana fusca ausgesprochen der Fall ist, muss hier eine besondere Prädisposition dazu vorhanden sein, welche entweder schon als solche im unbefruchteten Eie angelegt sein muss, oder vielleicht zunächst mit der Neigung des in grösserer oder geringerer Entfernung vom oberen Pole eindringenden Samenkörperchens, gegen die Eiaxe vorzudringen, in Zusammenhang steht; wobei aber wieder die Ursache des letzteren Verhaltens eine frühere selbstständige, oder erst durch die Normirung der Stellung des weiblichen Pronucleus gegebene sein muss.

Es ist wohl überflüssig, besonders zu erwähnen, dass die Lageänderung des Schwerpunctes, welche zu den beobachteten Stellungsänderungen des Eies Veranlassung gegeben haben, nicht durch die „Schwerkraft", sondern „entgegen" derselben stattgefunden haben. Die Kraft, mit welcher sie vor sich gehen, lässt sich leicht für jedes Ei aus dem Moment des Auftriebes einer an das Ei angehängten, geeignet grossen Luftblase berechnen, welche so situirt ist, dass sie das Ei zu seiner Ausgangsstellung zurückführt. Diese Grösse ist nach einigen im vorigen Jahre angestellten, allerdings noch sehr ungenauen Versuchen, ziemlich erheblich, wenn schon sie, wie erwähnt, nicht ausreichend ist, um bei schräger Zwangslage der Eiaxe die innere Ordnung aufrecht zu erhalten.

Durch diesen Befund wird das Resultat des Beitrages 2 (s. S. 271), dass die Entwickelung ohne die Schwerkraft stattfinden [**19**] kann, dahin erweitert, dass die ersten Entwickelungsvorgänge die ordnende Wirkung der Schwerkraft innerhalb gewisser Grenzen direct zu überwinden und in einer der Wirkung dieser Kraft entgegengesetzten Weise vor sich zu gehen vermögen.

II. Ueber die „Ursache" der Bestimmung der Richtung der Medianebene.

Da die vorstehend mitgetheilten Versuche die Frage, von welcher wir ausgingen, nicht zu entscheiden vermocht hatten, versuchte

ich es, direct zu ermitteln, ob, entsprechend einer schon in meiner ersten bezüglichen Arbeit (s. S. 121) geäusserten Vermuthung, der Samenkörper zugleich mit der Copulationsrichtung die Richtung der ersten Theilung zu bestimmen vermöge.

Man könnte geneigt sein, in diesem Sinne bereits eine sehr sorgfältige Beobachtung L. AUERBACH's[1]) zu verwerthen. Dieser Forscher hat festgestellt, dass bei Ascaris nigrovenosa das Samenkörperchen immer an dem dem Uterus zugewendeten Pole des ovalen Eies eindringt, dass die Copulation beider Pronuclei in der Längsaxe des Eies erfolgt, worauf eine Drehung des Conjugationskernes um 90° stattfindet, nach welcher dann Kern und Zellleib sich rechtwinkelig zur Längsaxe theilen. Die Theilung des conjugirten Kernes erfolgt somit stets rechtwinkelig zur Copulationsrichtung der beiden Pronuclei. Aber beide Acte sind hier in ihrer Richtung schon am unbefruchteten Ei durch die Längsaxe des Eies fest bestimmt, so dass wir nicht wissen können, ob nicht dies erstere Verhältniss blos als in Abhängigkeit von Wirkungen des länglich gestalteten Zellleibes stehend aufzufassen und damit bereits vor der Befruchtung normirt ist. Durch solchen Einfluss des Dotters müssen wohl auch die conjugirten Kerne während ihrer Conjugation die Drehung um 90° erfahren.

Die Entscheidung unseres Problems kann nur an einem Eie gewonnen werden, bei welchem die Copulationsrichtung frei vom Experimentator bestimmt werden kann, und wo die Furchungskern- und erste Dottertheilung in constanter Beziehung zu dieser „willkürlich gewählten" Copulationsrichtung erfolgt; oder wo [**20**] dies wenigstens bezüglich der Theilung des Furchungskernes der Fall ist, wenn auch vielleicht schon bald nach dem erkennbaren Bestimmtsein der letzteren die ganze Kernspindel durch den Dotter soweit gedreht wird, dass die Kerntheilungsebene mit der schon prädestinirten Dottertheilungsebene zusammenfällt. In diesem letzteren Falle würde dann blos die Richtung der Kerntheilung von der Conjugations-

1) L. AUERBACH. Organologische Studien, 1874, Abschnitt III, S. 212.

richtung abhängig sein, was aber immerhin von grosser Bedeutung wäre, da wir in dem Kerne die Hauptqualitäten der Entwickelungsfähigkeit zu vermuthen haben. Letzteres ist der Grund, warum wir der Feststellung der Bestimmungsursachen dieser Richtung besondere Aufmerksamkeit widmen, obgleich es denkbar ist, dass sie als die erste Richtung, nach welcher die späteren gerichteten Vorgänge sich in gesetzmässiger Weise zu orientiren haben, vielleicht gerade, gleich der Wahl eines Coordinatensystemes, in ihrer eigenen Bestimmung am meisten variabel, von zufälligen Nebenumständen abhängig sein kann. Dies würde dann bedeuten, dass von diesem ersten gerichteten Geschehen aus die späteren Vorgänge erst bestimmt werden. Umgekehrt aber könnten auch Massenanordnungen, welche die Richtungen der Dottertheilungen bestimmen, schon mehr oder weniger im unbefruchteten Eie präexistiren und daher auch die erste Theilungsrichtung schon ziemlich genau im Voraus bestimmen.

Um den eventuellen Einfluss des Samenkörpers auf die Bestimmung der uns noch fehlenden Richtungen des Embryo direct zu prüfen, machte ich Versuche mit künstlicher [1]) „localisirter Befruchtung" am Froschei, indem ich mit einer feinst ausgezogenen Glascanüle Samen in die Gallerthülle nahe dem Aequator injicirte. Dies geschah in der Absicht, den Spermatozoen an der betreffenden Stelle einen Vorsprung zu verschaffen, so dass die Befruchtung des Eies von diesem bekannten Meridiane aus erfolgen musste. Damit sich der Samen innerhalb der Hülle nicht auf dem Ei ausbreiten könne, wurden die Eier sehr trocken gehalten. Der Versuch war nur bei R. fusca mit Aussicht auf Erfolg ausführbar, da wir nur hier durch senkrechte Aufstellung des Eies die natürliche Lage, welcher das Innere zustrebt, künstlich herstellen können; während bei Eiern mit normaler Weise schiefer

[1]) Da beim Froschei die Befruchtung normaler Weise blos durch ein einziges Spermatozoon bewirkt wird, so ist seine normale Befruchtung also überhaupt eine „localisirte". Das Wesen der künstlichen localisirten Befruchtung besteht danach darin, dass wir nach unserem Belieben den Meridian bestimmen, von dem aus die Befruchtung stattfindet.]

Einstellung der Eiaxe uns die specielle natürliche Einstellung unbe-[21] kannt ist, und daher jede von uns gegebene Lage meist eine Zwangslage sein wird. Dabei geräth das Samenthierchen häufig in die unter solchen Umständen entstehende, von BORN nachgewiesene innere Strömung und erfährt so eine uns nicht bekannte Richtungsänderung.

Ich erwartete nun, dass vielleicht die erste Furche immer in derselben Weise zu diesem Befruchtungsmeridiane, entweder rechtwinkelig zu ihm oder in ihm selber liegen werde, und dass letzteren Falles immer dieselbe Seite des Embryo an der Eintrittsseite des Samens in das Ei, die dorsale oder ventrale Seite sich entwickeln werde, woraus dann ein bestimmter Schluss hätte gezogen werden können. Es furchten sich aber von sehr vielen so behandelten Eiern nur vereinzelte und bei diesen war bis jetzt keine Beziehung der ersten Furche zu dem vermuthlichen Befruchtungsmeridian zu erkennen. Erneute, analytische Versuche mit microscopischer Prüfung der Sicherheit der Methode in Bezug auf den Ort der Befruchtung und auf die Bahn der Spermatozoen im Eie werden vielleicht soviel Aufschluss ergeben, um nach positiver oder negativer Seite hin einen sicheren Schluss zu gestatten. Wenn indess mit dieser Methode kein sicherer Aufschluss zu gewinnen ist, so werde ich mich bestreben, die Entscheidung an durchsichtigen runden Eiern ohne Microphyle zu gewinnen [1])

III. Sonstige Momente, welche die Richtung der ersten Furche und damit die Richtung der Medianebene des Embryo beeinflussen können.

a) Bezüglich der Wirkung der Schwere gilt als Regel, dass die erste Furche sowohl bei physiologischer Einstellung wie bei

[1]) Die diesjährigen (1885) Versuche an Rana fusca scheinen bereits die obige Vermuthung zu bestätigen. **Die erste Furche und mit ihr die Medianebene des Embryo ging bei senkrecht stehender Eiaxe** in 50 von 60 Fällen **durch die von mir gewählte Eintrittsstelle des Samens in das Ei, und die Seite dieser Eintrittsstelle wurde** in 10 von 11 Fällen zur **ventralen** [richtiger caudalen] **Seite des Embryo.** Genaueres über diese fundamentale Beziehung wird in einem Nachtrage mitgetheilt werden (s. Nr. 21).

[Die vorliegende Abhandlung war auf Grund der Versuche des Jahres 1884 verfasst worden (s. S. 304) und nur einige Ergebnisse der Laichperiode des Jahres 1885 konnten während des Druckes noch aufgenommen werden.]

Zwangslage senkrecht steht. Doch ist es werthvoll für manche Schlüsse, zu beachten, dass, wie ich sah, dies bei Zwangslage nicht ausnahmslos richtig ist, indem unter diesen Umständen die erste Furche nicht selten stark [**22**] geneigt, ja sogar manchmal wagerecht orientirt ist; zugleich schneidet sie dabei häufig nur ein kleines Stück des Eies ab, statt dasselbe zu halbiren. Solches Vorkommniss zeigte sich besonders bei Rana esculenta gegen Ende der Laichperiode und alsdann manchmal an fast allen Eiern eines Weibchens und auch bei nur sehr geringem Zwange, so dass normale Furchungen nur vereinzelt vorkamen. Die meisten dieser sich so abnorm verhaltenden Eier bildeten blos diese erste Furche oder höchstens noch unregelmässige Bruchstücke der zweiten Furchung. Es wird von hohem Interesse sein, solche Eier genauer zu untersuchen und zu ermitteln, warum die erste Furche sich nicht senkrecht stellte. Ich hoffe, an solchen Eiern die Entscheidung gewinnen zu können, ob die Kernspindeln für sich einem richtenden Einfluss der Schwere unterliegen; wenn schon dies nur ein accessorisches Moment sein könnte, da, wie ich gezeigt habe, die Entwickelung auch ohne jede richtende Wirkung der Schwere normal verläuft.

b) Wirkung der Deformation der Eier auf die Theilungsrichtung.

Weiter unten mitzutheilende electrische Versuche veranlassten mich, Eier in möglichst enge Glasröhren zu aspiriren. Bei dieser Gelegenheit beobachtete ich ein höchst auffallendes Verhalten schon in dem nicht electrisirten Theile der Röhren. Zunächst die Gestaltverhältnisse der so behandelten Eier angehend, so blieb ein grosser Theil der Eier kugelig, ein anderer Theil wurde in Richtung der Röhre verlängert, manchmal bis über das Doppelte des Querdurchmessers; andere Eier waren in Richtung der Röhre linsenförmig abgeplattet, wieder andere hatten Kegelgestalt erhalten. Trotz dieser verschiedenen Gestalt theilten sich fast alle Eier zuerst quer zur Röhre, so dass die verlängerten Eier ihrer klein-

sten und ein Theil der linsenförmigen Eier ihrer „grössten“ Durchschnittsfläche nach halbirt wurden.[1]) Bei nur wenigen Eiern stand die erste Furche in Längsrichtung der Röhre, desgleichen war sie nur selten schräg gestellt; letzteres vorzugsweise bei kegel- und keilförmiger Deformation des Eies. Die Längsrichtung der Furche fand sich am häufigsten bei den [stets quer zur Röhre stehenden] linsenförmigen Eiern, so dass also auch hier, wie bei den stark in Richtung der Röhre verlängerten Eiern, das Ei längs der „kleinsten“ Dimensionen getheilt wurde. Da mit [**23**] den derartigen Deformationen gleichzeitig mehrere Umstände, welche vielleicht die Zelltheilungsrichtung beeinflussen, alterirt werden, so können wir die Ursache dieser Prädilectionsrichtungen uns zur Zeit noch sehr verschieden vorstellen. Es könnte der „kleinste Theilungswiderstand“ eine Prädisposition abgeben, wogegen aber spricht, dass bei der zweiten Theilung der zuerst quer getheilten linsenförmigen Eier die Theilungsebene der grössten Fläche folgte; dieser Einwand würde sich in gleicher Weise gegen die Annahme richten, dass den Kernen Gelegenheit gegeben werde, sich möglichst weit von einander zu entfernen.

Am wahrscheinlichsten erscheint mir vor der Hand, dass die **specifische „Gestalt“ der Protoplasmaanhäufungen** bei diesen differenten Eigestalten eine bestimmt **richtende Einwirkung auf die Kernspindel ausübt,** und dass **aus dieser Gestalt Prädilectionsrichtungen folgen, unter welchen diejenige bevorzugt wird, welche der Richtung am nächsten liegt, in welcher der Kern schon aus seinen eigenen inneren Kräften sich zu theilen tendirt** [also welche der immanenten Theilungsrichtung des Kernes am nächsten liegt] (s. Nr. 20, S. 52 und Nr. 21, S. 203.)

Besonderes Interesse boten die kegelförmigen Eier dar. Diese standen mit der Kegelaxe annähernd in der Längsrichtung der Röhre, theilen sich zumeist quer, also annähernd parallel zur Basalfläche; und die erste Furche war immer der Basalfläche viel näher als der Spitze, so dass sich die Abstände etwa wie 1 : 2 oder 1 : 3

[[1]) Genaueres siehe Nr. 31, S. 274.]

verhielten. Dies zeigt wiederum, dass nicht ein Bestreben der Kerne, in möglichst grosse Entfernung von der Theilungsebene zu gelangen, oder eine Tendenz, die kleinsten Flächen zu theilen, die Theilungsrichtung [allein] bestimmt.

Die microscopischen Untersuchungen und Messungen werden bei den diesjährigen Wiederholungen dieser vorjährigen Versuche genaueren Aufschluss über die inneren Vorgänge bei diesen eigenthümlichen Vorkommnissen geben, besonders bezüglich der Vertheilung der beiden Dottermassen und der Stellung der Kernspindel zu denselben. Desgleichen wird es von Interesse sein, die eventuellen Alterationen des Furchungsschemas bei diesen Deformationen kennen zu lernen und ihre Ursachen aufzusuchen.

Das allgemeine Vorherrschen der Querstellung der ersten Theilung zur Glasröhre angehend, so kann der deformirende [**24**] „Druck an sich" nicht als directe Ursache in Anspruch genommen werden, da er bei den länglichen und linsenförmigen Eiern in verschiedenen, rechtwinkelig zu einander stehenden Richtungen wirken muss, während die Theilung beider oft parallel erfolgte. Wir stehen hierbei somit vor einem Räthsel, dessen Lösung ich indess glaube bereits auf der Spur zu sein. Auch ist es mir im vorigen Jahre bereits gelungen, das auffällige Ueberwiegen der Querstellung zu vermindern.

Aus der letzten Publication E. Pflüger's[1]) ist zu ersehen, dass er gleichfalls im Frühjahre 1884 Eier künstlich deformirt und den Einfluss dieser Alteration auf die Theilungsrichtungen beobachtet hat. Er presste die Eier zwischen verticale Glasscheiben und sah, dass dabei die erste Furche vorwiegend das plattgedrückte Ei rechtwinkelig zu den Glasplatten theilte und senkrecht stand.

Pflüger nimmt an, dass die Streckung der Kernspindel in der Richtung erfolgt, welche ihr den kleinsten Streckungswiderstand bietet; der kleinste Streckungswiderstand liegt nach ihm in dem dünnflüssigeren Eiinhalte und zwar in der grössten Dimension des-

1) E. Pflüger. Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung. Dritte Abhandlung. Pflüger's Arch. Bd. XXXIV, 1884.

selben. Aus meinen obigen Mittheilungen geht hervor, dass Pflüger blos eine der verschiedenen, wie es scheint entgegengesetzten Möglichkeiten beobachtet hat, wonach der Werth seiner blos dieser einen Thatsache angepassten „Theorie“ sich von selbst ergiebt[1]) (siehe Nr. 29, S. 606, Nr. 30 u. 31, S. 274).

[1]) Im Frühjahr 1883 (s. S. 118) hatte ich die Vermuthung ausgesprochen, dass an Eiern von Ascaris geringe Pressung der Eier zwischen wagrechte Platten bedingen könne, dass die ersten Theilungsebenen rechtwinkelig zu den Platten stehen.

Im nächsten Frühjahr 1884 haben dann Pflüger und ich bezügliche Versuche angestellt; und O. Hertwig hat im selben Jahre auf Grund vergleichender Betrachtung der normalen Furchung (s. unten S. 39) die Ansicht ausgesprochen, dass die Kernaxe bei der Theilung sich „in die Richtung der grössten Protoplasmaansammlungen der Zelle“ stellt, und er erblickt den Nutzen oder Grund dieser Einstellung bei länglichen Eiern darin, dass dabei die Durchfurchung mit der geringsten Arbeit verbunden ist.

Ich habe meine hier mitgetheilten Versuche, wie man sieht, erst nach diesen Autoren publicirt; glaube jedoch, dass meine Selbstständigkeit genügend daraus hervorgeht, dass ich eine bezügliche Idee ein Jahr vor ihnen ausgesprochen habe. Beide Autoren citiren auch im Jahre 1883 resp. 1884 diese Abhandlung, Nr. 16, von mir. Weiteres siehe Nr. 30 und Nr. 31, S. 274 u. f.

Die späteren Autoren, H. Driesch, G. Born, T. H. Morgan und H. E. Ziegler haben sich der Auffassung der Wirkung der „Gestalt“, der „grössten Dimension“ angeschlossen; sie liessen jedoch die zweite zugleich von mir hervorgehobene Componente, welche allerdings die schwächere, seltener ausschlaggebende, gleichwohl aber doch zu berücksichtigen ist, unbeachtet.

Das Princip der Theilung nach der „kleinsten Fläche“ wird von Berthold (in seinen ausgezeichneten Studien über Protoplasmamechanik, 1886, S. 219) vertreten.

Eine eigene Auffassung äussert F. Braem (Ueber den Einfluss des Druckes auf die Theilung der Zellen etc., Biolog. Centralbl. 1894, Nr. 10), indem er dem Druck als solchem, nicht blos der durch ihn hervorgerufenen Gestalt der Zelle einen bestimmenden Einfluss auf die Theilungsrichtung zuerkennt und in diesem Sinne Pflüger's Princip des kleinsten Widerstandes verwendet.

Man sieht, die Auffassungen und die Versuchsergebnisse sind noch sehr verschieden; und es sind noch weitere Deutungen möglich (s. Nr. 20, S. 52). Es empfiehlt sich also nicht, alles auf die „Richtung der grössten Protoplasmamasse“ zu schematisiren und das Abweichende todt zu schweigen; sondern jede neue, abweichende Thatsache ist zu beachten. Es ist dringend nöthig, dass die gepressten Eier im Nahrungs- und Bildungsdotter verschieden gefärbt, microtomirt und nach Born's Plattenmodellir-Methode reconstruirt werden, um weiteren Aufschluss zu gewinnen. Die Erkenntniss dieser Nothwendigkeit (s. S. 39) und andererseits die Unmöglichkeit, diese überaus zeitraubende Arbeit neben meinen dienstlichen Obliegenheiten zu bewältigen, hat mich abgehalten, meine weiteren Pressungsversuche in entsprechender Weise zu veröffentlichen (s. Nr. 29, S. 605 und Nr. 31, S. 274 und 276 Anm.).]

IV. Erfordernisse der Entwickelung der „mehrzelligen“ Organismen.

Den weiteren Versuchen über die erste Furchung lag eine andere Idee zu Grunde. Die analytische Betrachtung der Entwickelungsprobleme hatte mich zu der Möglichkeit geführt, dass die normale Ontogenese der „mehrzelligen“ Individuen in ihren specifischen Unterschieden von der Ontogenese der „einzelligen“ Wesen 1. auf einer *Vervollkommnung der „qualitativen“ Leistungen der indirecten Kerntheilung* beruhen könne in Verbindung 2. mit der neu hinzugekommenen Fähigkeit, dass die in Theilung begriffenen Bestandtheile der Zelle [**25**] sowohl sich gegeneinander bestimmt *ordnen*, wie auch *von den bereits vorhandenen Nachbarzellen in ihrer Lagerung zu diesen beeinflusst werden* (s. unten S. 45). Diese „ordnenden“ Wirkungen könnten schon vor, während oder auch zum Theil erst nach der Theilung stattfinden und dürften zumeist wohl nicht blos einfach mechanisch durch den Massendruck der Theile vermittelt werden.

In den Kern verlege ich die wesentlichsten Qualitäten zur Individuenbildung, da für dessen Theilung besondere Vorrichtungen getroffen sind; weiter unten ist ausserdem auf die Gründe verwiesen, welche bereits vor mir von anderen Autoren für dieselbe Auffassung geltend gemacht worden sind.

Die indirecte Kerntheilung betrachte ich [s. Nr. 17] als einen Mechanismus, welcher geeignet ist, die Theilung des Kernes nicht blos seiner Gesammtmasse, sondern auch der Masse seiner einzelnen Substanzen nach zu ermöglichen. Die einfachste Leistung dieses Mechanismus ist die „Halbirung“ der Masse jedes dieser den Kern zusammensetzenden Bestandtheile; und diese Leistung wird für alle einzelligen Organismen, Protisten die einzig nöthige sein.

Sofern nun bei den Metazoen der Vorgang der indirecten Kerntheilung in der Weise vervollkommnet wurde, dass bei der Theilung jedes Mutterkornes in die beiden Tochterkörner nicht

blos eine mechanische Halbirung, sondern eine „bestimmte qualitative Sonderung" sich vollziehen konnte, so war in Verbindung mit dem obigen Principe der Ordnung der Theilungsproducte ein Mechanismus geschaffen, welcher aus einem Stoffgemenge oder aus einer complicirten chemischen Resultante durch Zerlegung und bestimmte Anordnung der Theile ein Gebilde herstellen kann, dessen verschiedene Qualitäten, sobald sie in die Lage kommen, ihre Ungleichheit in der Wechselwirkung untereinander und mit anderen Agentien, z. B. Wärme, Sauerstoff oder anderen Nahrungsmitteln, zu bethätigen, die mannigfachsten Qualitäten und Formen des Ganzen und der Theile hervorbringen können. Diese Mannigfaltigkeit wird sich immer mehr compliciren, je öfter sich die Thätigkeit beider Principien wiederholt [Epigenesis].

Die so entstehenden complicirten Gebilde werden in Gestalt und Beschaffenheit in strengster Abhängigkeit von den ursprünglichen Qualitäten des Ausgangsgebildes [und deren Anordnung] stehen; und gleiche Ausgangsbildungen müssen gleiche Folgebildungen liefern (s. S. 8).

[**26**] Wird ferner, wie innerhalb gewisser Grenzen aus den Untersuchungen und Ausführungen von Mecznikow [1]), Nussbaum [2]), Balbiani [3]) und Weismann [4]) zu folgern ist, von der ersten Theilung des Eies an bei jeder Theilung oder blos bei einer bestimmten Folge von Theilungen immer ein alle Qualitäten enthaltender Theil des Kernes „qualitativ halbirt" [das Material für die Regeneration und sonstige „indirecte" Entwickelung nach Störungen der normalen Entwickelung s. Nr. 30 S. 3], während die übrige Substanz bald qualitativ ungleich oder gleich sich theilt, so enthält später jede dieser Zellen noch Material, welches unter geeigneten äusseren Bedingungen wieder ein ganzes neues Individuum liefern kann; wobei dann gleichfalls wieder eine Reservation von Material für künftige neue Individuen stattfinden wird. Beschränkt sich nach der ersten Theilung diese nebenherlaufende qualitative

1) Mecznikow. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI, 1866, S. 491.
2) Nussbaum. Arch. f. micr. Anat. Bd. XVIII, 1880.
3) Balbiani. Compt. rend. 1882, S. 927.
4) A. Weismann. Ueber die Vererbung. Ein Vortrag, Jena 1883, S. 6.

Halbirung auf einige Zellen und ihre Abkömmlinge, so werden blos diese die Fähigkeit der Bildung neuer Individuen besitzen. Oder diese Reservirung von Material kann bei den übrigen Zellen in qualitativ unvollkommener Weise vor sich gegangen sein, derart, dass jeder Zellart blos ein regeneratives Erzeugungsvermögen bestimmter Gewebe oder Gewebegruppen mit beschränkter Gestaltungsfähigkeit zukommt, welches unter geeigneten Umständen sich zu bethätigen vermag.

Wir sehen, dass mit Hülfe unserer beiden Principien sich die allgemeinen Erscheinungen der individuellen Entwickelung aus einem bestimmt qualificirten Keimmaterial ableiten lassen. Es wird nun meine Aufgabe sein, zu versuchen, ob sich die thatsächliche Wirksamkeit des hierbei aufgestellten Princips der „richtenden" Wirkung des Zellleibes und der Nachbarzellen auf die Theilungsrichtung sich vermehrender Kerne resp. Zellen nachweisen lässt.

A. Richtige qualitative Materialscheidung.

Ehe wir hier zu diesem Zwecke den ersten Schritt thun, will ich noch das andere, bereits früher von mir aufgestellte Princip der **„qualitativen Kerntheilung"** [s. Nr. 17] vertheidigen, da dasselbe von anderen Autoren [**27**] theils missverstanden, theils in seiner Zulässigkeit angezweifelt worden ist.

Meine Deutung der Figuren [besser Gestaltungen] der indirecten Kerntheilung besagt, wie erwähnt, dass dieselben Mechanismen sind, welche [wenn sie in Thätigkeit gesetzt werden,] es ermöglichen, den Kern nicht blos seiner Masse, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach in bestimmten Weisen zu theilen, s. S. 137.

Der sichtbare Mechanismus der indirecten Kerntheilung, so wie wir ihn kennen, d. h. die Zerlegung eines Substanzgemenges in viele einzelne Theile [Mutterkörner], oder das Ausziehen desselben in einen sehr feinen also relativ langen Faden mit nachträglicher mechanischer „Halbirung" der Masse jedes Kornes oder der Dicke des Fadens in seiner ganzen Länge, und die nachfolgende Vertheilung der beiden

Producte jeder Halbirung auf zwei verschiedene Seiten, ist ein Mechanismus, welcher für sich allein [d. h. beim Fehlen besonderer sondernder Kräfte in den Mutterkörnern während deren Theilung] stets bewirken muss, dass auf beiden Seiten nicht blos gleiche Gesammtmengen, sondern auch [fast] gleiche Mengen der einzelnen Substanzen sich finden; eine Wirkung, welche ich als **„qualitative Halbirung"** bezeichnet habe. Dies folgt aus der Nothwendigkeit des Fehlerausgleiches bei öfterer Wiederholung einer Operation, welche mit nach allen Richtungen hin gleich wahrscheinlichen Fehlern verbunden ist; [denn, wenn dabei auch an jedem Korn oder an jeder einzelnen Stelle eines langen Fadens bei genauer Halbirung der Masse die daselbst befindlichen verschiedenen Qualitäten ungleich getheilt worden sind, so werden sich doch diese Ungleichheiten bei hundertfacher oder tausendfacher Wiederholung dieser Fehler gegenseitig ausgleichen, so dass die gewonnenen beiden Gesammtmassen gleiche procentische Zusammensetzung haben]. Je zahlreicher bei gleicher beabsichtigter Genauigkeit der qualitativen Halbirung eines Substanzgemenges die verschiedenen Stoffe desselben sind, um so grösser muss nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung die Zahl der Theile sein, in welche dasselbe zu zerlegen ist. Die Zahl der Theile muss danach unter Umständen grösser sein als die Zahl der verschiedenen Substanzen.

Die andeutungsweise Berücksichtigung dieser Nothwendigkeit kann allein in meiner Schrift STRASBURGER[1]) und C. RABL[2]) zu der irrthümlichen Annahme veranlasst haben, ich wollte in jede Microsomenscheibe nur eine einzige Qualität verlegen. Es leuchtet aber ein, dass auch bei Zerlegung des Substanzgemenges in vielmal mehr Theile, als es Stoffe enthält, doch jeder Theil seinerseits noch von vielen oder sogar [**28**] von allen Stoffen enthalten kann, sofern nur von jedem Stoffe die nöthige Anzahl Molekel in dem Gemenge vorhanden ist. Mit dieser Berichtigung wird STRASBURGER's bezüglicher Einwendung der Boden entzogen; dieselbe würde aber

1) ED. STRASBURGER. Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Bonn 1884, S. 53.

2) CARL RABL. Ueber Zelltheilung. Morphol. Jahrbuch. Bd. X. S. 327.

auch an sich nicht beweiskräftig sein; denn wenn STRASBURGER interessanter Weise auch aus einer versprengten Microsomenscheibe ein normal gestaltetes Pollenkorn sich hat entwickeln sehen, so lässt sich aus der beobachteten Fähigkeit der Scheibe, sich zu einem normalgestalteten Pollenkorn zu gestalten, noch nicht folgern, dass letzteres auch das Vermögen besessen habe, ein Ei zur Bildung eines normalen Pflanzenindividuums zu befähigen. Es ist sehr häufig, dass befruchtete Froscheier sich furchen und eine normal aussehende Gastrula anlegen, aber nicht im Stande sind, sich weiter zu entwickeln trotz, so viel wir sehen, ganz derselben äusseren Bedingungen, in denen ihre Nachbarn die normale Entwickelung ungehemmt durchlaufen; ein Zeichen, dass nicht die äusseren Verhältnisse, sondern der Mangel der geeigneten Qualitäten zum Durchlaufen der höheren Entwickelungsstufen die Ursache des Entwickelungs-Stillstandes jener Eier war. Und es ist zur Unannehmlichkeit des Experimentators leider nicht selten, dass normal gestaltete Spermatozoen nicht befruchtungsfähig sind.

Es ist weiterhin wohl ohne weitere Auseinandersetzung verständlich, dass die der Länge nach erfolgende Halbirung eines im Verhältniss zu seiner Dicke sehr langen Fadens annähernd die gleiche Wirkung haben muss, als wenn der Faden erst noch der Quere nach in Stücke zerlegt und dann erst jedes Stück halbirt wird. Ja, man könnte ohne grossen Nachtheil sogar die ganze Masse blos zu einer dünnen Scheibe ausbreiten und diese letztere der Fläche nach „allenthalben“ in ihrer Dicke „halbiren.“ Denn das wesentliche Princip dieser Methode ist, dass je grösser bei gleicher Masse eines Gemenges die „Halbirungsfläche“ ist, um so genauer, ceteris paribus, mit der Halbirung der Gesammtmasse auch die Massen der einzelnen Bestandtheile „halbirt“ werden. Diese auf einer einfachen Folgerung der Wahrscheinlichkeitsrechnung beruhenden Theilungsmechanismen stellen also ein mechanisches Princip der „qualitativen“ Halbirung von Substanzgemengen dar, welches, so viel ich von Technologen erfahren habe, [**29**] noch nicht technisch verwandt worden, also vielleicht auch überhaupt noch nicht bekannt gewesen ist.

Sollen aber die Qualitäten schliesslich nicht auf beiden Seiten einander gleichen, sondern in irgend einer ganz bestimmten Weise „ungleiche“ sein, so schafft gleichwohl dieser selbe grobe Mechanismus hierfür wenigstens sehr günstige Vorbedingungen, weil er das Material in viele, also entsprechend kleinere Theile zerlegt, welche von den dazu nöthigen inneren sondernden Kräften vollkommener beherrscht werden können als grössere Stücke, und weil er jedes von beiden Sonderungsproducten sicher der bei der Sonderung bestimmten Seite zuzuführen vermag.

Bei der qualitativen „Halbirung“ waren für die Theilung der Mutterkörner nur mechanisch theilende Kräfte nöthig, die höchst einfacher Natur sein können. Wenn z. B. in einer vollkommen homogenen Emulsion, [z. B. von Oel in dünner Lösung von kohlensaurem Kali], in welcher die emulgirenden Kräfte allenthalben gleich stark waren und daher alle letzten Emulsionskörner fast vollkommen gleich gross sind (was mir allerdings künstlich nur selten annähernd herzustellen gelungen ist und auch nur mit den stärksten, mir nicht zu Gebote stehenden Objecten genau controllirt werden kann[1]), so wird eine nur eben zu weiterer Theilung ausreichende, durch eine Alteration des Emulgens oder Emulgendum bedingte Erhöhung des Emulgirungscoëfficienten jedes Korn in nur zwei und natürlich vollkommen gleich grosse Tochterkörner zerspalten.

Bei der „ungleichen“ qualitativen Theilung der Mutterkörner sind dagegen besondere, sowohl die specifische Sonderung bewirkende wie die beiden Theilungsproducte richtig nach den beiden neuen Centren hinwendende Kräfte nöthig, von denen wir uns zur Zeit keine specielle Vorstellung machen können; die aber jeden-

[1) Diese Methode scheint überhaupt schwer brauchbar, da ungleiche mechanische Bewegung die Theilungsgrösse beeinflussen wird und solche Ungleichheit immer bei der Emulgirung entsteht; sodass erst besondere Vorrichtungen für die Bildung gleich grosser Tropfen getroffen werden müssten. Sind aber lauter, der Emulsionsfähigkeit der Lösung etc. entsprechende kleinste, also einander gleich grosse Tropfen vorhanden, dann werden sie natürlich bei genügender Erhöhung des Emulgirungscoëfficienten alle halbirt werden und danach also wieder gleich gross sein.]

falls um so exacter werden wirken können, je kleiner die auf einmal zu sondernde Masse ist.

Dies sind die Ausführungen meiner Arbeit; und wenn dabei der Mechanismus der Chromatin-Theilung in den Vordergrund der Erörterung gestellt worden ist, so wurde doch nicht unterlassen (S. 140), zugleich den Mechanismus der Achromatintheilung in der hier reproducirten Weise zu berücksichtigen und die Möglichkeit einer gleichen Deutung desselben zu erwähnen, soweit thatsächlich eine Längs-Spaltung dieser Fäden stattfindet.

So lange dieser Mechanismus als der der indirecten [**30**] Kerntheilung anerkannt ist, kann Niemand behaupten, dass der Kerntheilungsmechanismus diese beiden Arten von Wirkungen nicht „ermögliche". Mag uns die weitere Forschung in der erfreulichsten Weise mit Aufklärungen über die Functionen und Veränderungen des Zellkernes im Ganzen, sowie des Chromatin oder Achromatin im Besonderen überraschen, an dieser Auffassung des Mechanismus kann dadurch nichts geändert werden. (Weiteres s. Nr. 21, S. 187 und Nr. 27, S. 323).

Ein Anderes ist es bezüglich der Frage, ob diese Bedeutung des Kerntheilungsmechanismus seine einzige, wesentlichste ist. So lange Niemand einen anderen Zweck nachweist, für welchen ebenfalls alle Phasen dieses Mechanismus unerlässlich nöthig sind, ist sie jedenfalls die einzige, welche wir kennen, und ausserdem zugleich die erste, welche diese bisher so unverständlichen Vorgänge unter den Gesichtspunct eines wesentlichen Nutzens gebracht hat.

Ed. Strasburger's Auffassung (loco cit. S. 58), dass die Kerntheilungsfiguren blos dazu da seien, die genaue Halbirung der Gesammt-Masse zu bewerkstelligen, würde blos den einfachsten Specialfall des von mir angegebenen Zweckes darstellen; da derjenige Mechanismus, welcher die einzelnen Stoffe durch Fehlerausgleich möglichst genau halbiren muss, dies damit natürlich auch für die Summe dieser Stoffe thut, was ich nicht besonders zu erwähnen für nöthig gehalten habe. Diese Auffassung Strasburger's scheint mir aber schon an sich unhaltbar. Denn was soll es bedeuten, dass genau

die Masse halbirt werden soll, wenn es unwesentlich wäre, aus welchen Qualitäten sie bestünde? Dies könnte blos von Bedeutung sein, wenn eben auch blos die Masse als solche (vielleicht als Ballast?), nicht aber in ihren Qualitäten zur Wirkung gelangte. Dann müsste man erwarten, dass die so sorgsam in ihrer Gesammt-Masse bestimmte Substanz nun wenigstens auch constant dieselbe Menge behielte, nicht aber des Wachsthums fähig sei und ihr Volumen vielfach veränderte.

Wohl aber kann es wichtig sein, dass von allen oder vielen Substanzqualitäten des Mutterkernes eine gewisse, vielleicht minimale Menge in jedem Tochterkerne sich finde, wenn schon einige oder viele der vorhandenen *Substanzen des Kernes* später [**31**] zeitweilig eine Vermehrung erfahren und eine *besondere Function für den Zellleib* vollziehen.

Jüngst ist nun von C. Rabl (loco cit.) eine neue Hypothese über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren aufgestellt worden. Rabl macht am Schlusse des ersten Theiles seiner Untersuchung über die Zelltheilung die Annahme, dass in dem ruhenden Kern ein Rest der Kernfäden erhalten bleibe mit wesentlich derselben Verlaufsweise wie in dem Knäuel (S. 323). Von diesen typisch um zwei Pole geordneten „primären Kernfäden" gehen nach einer zweiten Annahme Rabl's seitliche Fäden als seitliche Fortsätze aus und von diesen vielleicht noch tertiäre etc. Die einzelnen Fäden können untereinander in Verbindung treten, und in den Knotenpuncten des dadurch entstandenen Netzes können sich gröbere Chromatinmassen zu nucleolenartigen Gebilden oder zu wirklichen Nucleolen sammeln. Beim Beginne der Theilung strömt nun nach Rabl's weiterer Annahme die Chromatinsubstanz auf den so vorgebildeten Bahnen in die primären Kernfäden, wodurch in der einfachsten Weise wieder der Mutterknäuel aufgebaut werde. Die Theilung der chromatischen Substanz des Kernes sei in letzter Instanz auf eine Längsspaltung der somit stets vorhandenen Knäuelfäden zurückzuführen. Rabl bezeichnet danach diesen Modus der Kerntheilung als den denkbar einfachsten und sieht hierin den genügenden Grund, warum sich derselbe verwendet findet.

Dem gegenüber frage ich, ist es wirklich einfacher, einen bipolar centrirten Complex vieler Fadenschlingen in jedem seiner

Fäden der Länge nach zu halbiren und dafür zu sorgen, dass von jeder Mutterschlinge immer die eine Tochterschlinge auf die eine, die andere auf die andere bestimmte Seite gebracht werde, ohne dass bei diesem sehr wenig einfachen Acte Verwirrung der Schlingen, welche den ganzen Mechanismus stört, oder auch nur ein Irrthum in der Vertheilung auf beide Seiten stattfindet. Wie viel wohlgeordnete, sehr exact zu einander passende Einzelhandlungen sind dazu nöthig! Es wird schwer werden, nachzuweisen, dass dieser complicirte, so leicht Störungen unterliegende Mechanismus den ursprünglich in dem Zellkern der zuerst sich in dieser Weise theilenden Zellen gelegenen [**32**] Kräften „leichter fallen“ musste, als die Einschmelzung auch noch der primären Kernfäden und die einfache Halbirung der ganzen Masse nach Remak mit nachträglicher Neuerzeugung der, soviel thatsächlich bekannt ist, von der polaren Centrirung abgesehen, sehr atypischen Configuration des ruhenden Kernes. Und sollen auch in den leichter zu übersehenden Verhältnissen derjenigen Protisten, welche sich gleichfalls indirect theilen, z. B. bei Actinosphaerium Eichhornii, entgegen den klaren Angaben R. Hertwig's, im ruhenden Kerne schon solche Substanzanordnungen vorhanden sein, wie sie bei der Theilung entstehen?

So interessant dieser Erklärungsversuch wegen der Verwendung des Principes der Einfachheit ist, so scheint er mir doch durchaus aussichtslos. Jedenfalls aber bedürfen die ad hoc gemachten Annahmen der Existenz der polar geordneten Fadenschlingen mit ihren secundären und tertiären Fäden im ruhenden Kerne, und zumal die grössere Einfachheit, also die grössere Leichtigkeit der Erzeugung dieses Theilungsmodus für die ursprünglich in dem Kerne thätigen Kräfte gegenüber der Remak'schen Theilung des besonderen Nachweises.

Als ich meine Auffassung zuerst aussprach, musste ich gleichfalls zwei Hypothesen zu Grunde legen, von denen aber nur die eine ad hoc gemacht war. Diese bestand darin, dass die beiden Theilungsproducte jedes Mutterkornes normaler Weise immer auf die beiden neuen Centren vertheilt würden [1]), wofür damals nur wenige Beob-

[1]) Dies schliesst nicht aus, dass nicht pathologischer Weise Abweichungen von diesem, wie oben erwähnt, sehr complicirten Vertheilungsmodus zur Beobachtung kommen können, welche dann als Störungen des Mechanismus aufzu-

achtungen FLEMMING's vorlagen. Diese sind aber durch die Beobachtungen von RABL, HEUSER, STRASBURGER und FLEMMING inzwischen erheblich vermehrt worden. Dieselbe Annahme liegt ausserdem aber auch der Auffassung RABL's zu Grunde.

Die zweite, somit einzige meiner Ansicht eigene Hypothese, besteht darin, dass [**33**] der Kern viele verschiedene Qualitäten enthalte, deren bestimmte Vertheilung auf die Tochterzellen von Wichtigkeit sei. Diese Annahme findet ausser in dem oben von mir angegebenen Grunde ihre Stütze in der bereits vor Decennien von LEUCKART, später von HIS betonten Nothwendigkeit, dass die Typus-, Gattungs- und Artcharaktere nebst den erblichen Individualcharakteren der Eltern irgendwie stofflich im Eie enthalten sein müssen, in Combination ferner mit BEALE's und HASSE's [1]) Auffassung von der Bedeutung des Kernes und mit der von O. BÜTSCHLI, O. HERTWIG, W. FLEMMING u. A. begründeten neuen Lehre von der Befruchtung. Ich habe ausserdem in Beitrag 1 [s. S. 179] neue Thatsachen mitgetheilt, welche gleichfalls dafür sprechen, dass die specifischen Qualitäten mehr in dem Kerne als in dem Dotter des Eies liegen [2]).

fassen sind; dieselben können, wenn sie innerhalb eines schon differenzirten Gewebes vorkommen, vielleicht ohne jeden Nachtheil für das Individuum wie für das functionelle Leben der betreffenden Zelle ertragen werden; ingleichem, wie auch aus directen Theilungen innerhalb dieser Sphäre wohl kein Nachtheil für das Zellleben resultiren würde, während, wenn sie bei den Furchungen des Eies vorkämen, dadurch vielleicht zu Missbildungen oder zu gänzlicher Störung der Entwickelung Veranlassung gegeben würde.

[Unregelmässige Vertheilung von Chromosomen wurde später nachgewiesen von TH. BOVERI bei der Bildung von Richtungskörpern (Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala, Sitzgsber. d. Ges. f. Morph., München 1887, S. 77); von E. KLEBS, und besonders von D. HANSEMANN (Die Specificität, der Altruismus und die Anaplasie der Zellen, 1893, S. 88), welcher die Art der Kerntheilung für die Lehre von den Geschwülsten verwerthete (siehe auch BOVERI in Nr. 27, S. 294); ferner von VAL. HAECKER, (Ueber generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kerntheilungsbilder. Arch. f. microsc. Anat. Bd. 43, 1894, S. 759 bis 787).]

1) C. HASSE. Morphologie und Heilkunde. Zweite Auflage, 1880, S. 12.

[2) Diese sind: Die Beobachtungen, dass oft nach sehr grossen Dottersubstanzaustritten aus operirten Eiern kein Defect am Embryo entstand, während ceteris paribus nach sehr kleinem Substanzverlust (Kern) sehr grosse Defecte auftraten; und ferner, dass trotz der grossen Störung der normalen Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen, die durch die Operation am Ei und deren Folgen hervorgerufen wurde, gleichwohl die Entwickelung möglich war.]

Aus diesen Gründen glaube ich, dass meine Auffassung der Leistungen der indirecten Kerntheilung, da sie den durch sie zu erklärenden Thatsachen vollkommen entspricht und keine besonderen Hilfsannahmen mehr nöthig hat, auch dem wahren Wesen der indirecten Kerntheilung näher steht, als die Auffassung Rabl's, welche zur Zeit jeder sie speciell stützenden thatsächlichen Unterlage entbehrt.

Daher werde ich meine vorläufigen Ansichten über die Möglichkeiten der Entwickelungsvorgänge so lange auf dieser Grundlage aufbauen, als die Consequenzen dieser Auffassung nicht mit den neu entdeckten Thatsachen in unlösbaren Widerspruch treten, resp. so lange nicht von mir oder anderen eine Hypothese gefunden ist, welche den Thatsachen auf eine noch einfachere Weise gerecht wird.

B. Herstellung der „richtigen Anordnung" der qualitativ bestimmten Theile.

Wenn also die Kerntheilung die Qualitäten richtig von einander zu sondern vermag, so ist für die oben angedeutete Entwickelungsmöglichkeit noch erforderlich, dass diese Sonderungsproducte in die richtige Lagerung zu den verschiedenen Theilen des Zellleibes und zu den bereits vorhandenen Nachbarzellen gebracht werden.

Man könnte anzunehmen geneigt sein, dass diese Lagerung schon mit der chronologischen Theilungsordnung in der Weise [**34**] fest verbunden wäre, dass aus inneren Gründen jede folgende Theilung eine bestimmte Stellung zur Richtung der vorhergehenden Theilung einnähme, wofür das typische Furchungsschema der Thiereier und die Theilungsordnung an dem Vegetationskegel der Pflanzen zu sprechen scheinen.

Solche starre Ordnung schlösse indessen jede „Selbstregulation" aus; und durch einen einzigen Fehler würde die ganze folgende Reihe von Theilungen in eine falsche Bahn gelenkt. Die Thatsachen beweisen indess, dass Furchungsanachronismen ohne Nachtheil ertragen werden. Und es ist, so viel ich weiss, noch keinem Forscher aufgefallen, dass bei grösseren Thieren derselben Species die Zellen entsprechend grösser seien als bei Indivi-

duen, welche in Folge Nahrungsmangels kleiner geblieben sind; demnach würde die ungleiche Grösse der Individuen wohl mit einer ungleichen Zahl von Zelltheilungen in Verbindung zu bringen sein, welche bei dem obigen Modus zu einer sehr wesentlichen Störung führen müsste[1]:

Es sind nun im Speciellen verschiedene Selbstregulationsmechanismen denkbar. Von diesen werden, meiner Ansicht nach, diejenigen am meisten Wahrscheinlichkeit für sich haben, welche dem vorhandenen Bedürfniss nach Selbstregulation am vollkommensten genügen. Ich vermuthe also sowohl einen qualitativen und zugleich richtenden Causalnexus zwischen der qualitativen Natur der Kern- und der Protoplasmatheilung einerseits, wie auch dieser beiden mit der Beschaffenheit und Lagerung der Nachbarzellen. Letzterer Causalnexus hätte zu bewirken, dass bei einem Ueberwiegen eines bestimmt „qualificirten Sonderungsbestrebens“ in einer Zelle von den Nachbarzellen aus bestimmt werde, welche „Richtung“ die Kernspindel bei dieser Sonderung einzunehmen haben; während vielleicht auch umgekehrt bei einer durch die Lage der Nachbarzellen mechanisch gegebenen Zwangslage für die Kernspindel (s. S. 303) mit der so von der Nachbarschaft bestimmten Theilungsrichtung auch zugleich ein gewisser, wenn auch vielleicht blos innerhalb prädisponirter Alternativen auswählender Einfluss auf die Qualität der sich vollziehenden Sonderung ausgeübt werden könne.

Bei Zelltheilungen innerhalb gleichartiger Umgebung, also innerhalb eines geschlossenen Gewebestratums, würden sich

[1) Daraus folgt also, dass die qualitative Differenzirung nicht „fest“ an die „Zahl“ der Zelltheilungen, also auch nicht fest an die Zelltheilung selber gebunden sein kann, dass nicht mit „jeder“ Zelltheilung an sich eine bestimmte qualitative Veränderung verbunden sein kann in der Art, dass einer somatischen Zelle der 10., 11., 12., 20. und 50. Generation von der Eizelle her schon in Folge dieser Generationszahl eine bestimmte Qualität zukommt. Für die Geschlechtszellen ist dies vielleicht zum Theil anders; doch werden wohl auch da die im 40. Lebensjahr producirten Samenzellen höhere Generationen darstellen, als die im 30. Jahre producirten, ohne dass eine typische qualitative Verschiedenheit in ihren Leistungen sich bekundete.]

die Be- [**35**] ziehungen erheblich vereinfachen und mechanische Momente einen erheblicheren Einfluss gewinnen können.

Obgleich ich nicht angeben kann, wie durch die bekannten Formen von Energie diese Wirkungen vermittelt werden sollten, so würde ich es doch als eine durchaus unwissenschaftliche Concession an die Selbstgenügsamkeit unserer Zeit ansehen, wenn ich annehmen wollte, dass nichts geschehen könne, als was wir aus den zur Zeit bekannten Kraftformen abzuleiten vermögen. Bietet uns doch das organische Geschehen fast in jeder seiner Leistungen solche Thatsachen dar. Ich habe daher schon im ersten Beitrag darauf hingewiesen, dass hier, im Organischen, durch millionenfache Auslese und Häufung von zufällig entstandenen Processen Complicationen geschaffen sind, die wir voraussichtlich zum grossen Theile nie künstlich nachahmen können; und in welchen daher auch Wirkungsweisen vorkommen können, die von allem von uns künstlich Herstellbaren so verschieden sind, dass zu vielen nie eine das Specielle erklärende Brücke wird geschlagen werden können, ausser der durch das allgemeine Gesetz von der Erhaltung der Energie bereits gewonnenen. Gleichwohl dürfen wir nicht mit dem Streben nachlassen, stetig den Complex des Unbekannten zu verkleinern.

Aus diesen Hypothesen erwächst uns zunächst die Aufgabe, thatsächlich festzustellen, ob solche richtende Wirkungen zwischen Zellkern und Zellleib, sowie von Zelle auf Zelle vorkommen, und weiterhin, ob in der That die formalen Leistungen der individuellen Entwickelung, soweit sie in der Anordnung der Zellen beruhen, auf diese Weise vermittelt werden.

Bezüglich der richtenden Wirkung von Zelle auf Zelle haben sich meine Versuche ausser den vorstehend (S. 302 u. f.) und den in Beitrag 1 (s. S. 163, 166 und 250) mitgetheilten mechanischen Beeinflussungen der Zellgestalt, welche bei dieser Frage mit von Bedeutung sein können, bis jetzt darauf beschränkt, zu probiren, ob die Zelltheilungsrichtung von aussen her durch derartige „fernwirkende“ Kräfte beeinflusst werden kann,

wie sie vielleicht als in den Zellen vorhanden vermuthet werden könnten.

Wirkung der Electricität auf die Richtung der Zelltheilung.

[**36**] Je grösser die Zelle ist, um so eher schien eine Beeinflussung durch unsere gröberen Mittel möglich; deshalb erschien mir das Froschei, als eine sehr grosse Zelle, auch für diesen Versuch sehr geeignet.

Zunächst wollte ich den eventuellen Einfluss eines galvanischen Stromes auf die Richtung der ersten Ei-Theilung prüfen. Die Mittel dazu verdanke ich der Güte des Herrn Professor O. E. Meyer, welcher mir die ihm zur Verfügung stehenden Apparate mit liebenswürdiger Bereitwilligkeit lieh. Ich aspirirte soeben befruchtete Frosch- und Kröteneier in möglichst enge Glasröhren und umwickelte jede der Röhren auf der Hälfte ihrer Länge in einer geschlossenen Lage mit einem dicken, übersponnenen Kupferdraht, durch welchen dann ein Strom von zwei grossen Bunsen'schen Elementen bis zum Eintritt der ersten Theilung geleitet wurde. Das Verhältniss des Durchmessers des Stromkreises zur Länge der Kernspindel, welche ich mir als den wohl am leichtesten von der ganzen Zelle beeinflussbaren Theil vorstellte, war danach etwa dasselbe, wie bei einer Tangentenbussole, sodass eine Wirkung des starken Stromes wohl hätte eintreten können, wenn die umströmten Gebilde überhaupt in einer richtenden Weise beeinflussbar waren.

Solches schien nun auch gleich bei dem ersten Blick auf die sich furchenden Eier evident sich zu bekunden, denn fast alle Furchen standen quer zu der wagrecht liegenden Glasröhre. Dasselbe zeigte sich aber auch, wie oben schon mitgetheilt, in dem nicht umströmten Theil der Röhre. Ich lernte nun zwar bald dieses letztere zu vermeiden, damit aber fand auch die gleichartige Einstellung innerhalb des umströmten Theiles der Röhre ihr definitives Ende. Somit war keine Wirkung unseres Stromes vorhanden, welche die innere Tendenz der Eier, die erste Furche in

einer an jedem Ei für sich bestimmten Richtung zu bilden, vollkommen zu überzwingen und die Theilungen alle in annähernd die gleiche Richtung zur Richtung des Stromkreises zu stellen vermocht hätte.

Trotzdem aber konnte der Strom eine erhebliche richtende Wirkung ausgeübt haben, welche aber nicht wahrnehmbar wurde, da uns die eigentliche Ausgangsstellung unbekannt war. Um diese letztere zu kennen, stellte ich die Röhren bei einem weiteren Versuche senkrecht. Aber [**37**] es war gleichwohl keine Ablenkung der ersten Furche aus ihrer verticalen Richtung bemerkbar.

Dieses Resultat lässt indess immer noch keine sichere negative Deutung, an welcher uns fast ebenso viel wie an einer positiven liegen muss, zu; denn es konnte seinen Grund darin haben, dass die einstellende Wirkung der Schwere zufolge des, wie wir gesehen haben, bei befruchteten Eiern erheblich grösseren, ungleichen, specifischen Gewichtes der oberen und unteren Hemisphäre zu gross war, gegenüber der alterirenden Wirkung des Stromes, oder dass der Strom gerade tendirte, die Kernspindel in die Stromebene zu stellen, wobei die erste Furche noch in ihrer verticalen Richtung bestärkt werden musste.

Der darauf hin angestellte nächste Versuch mit schräger Stellung der Röhren ergab leider, wie schon viele Versuche in früheren Jahren, kein Resultat, da die Eier sich nicht mehr furchten. Die Laichperiode des Jahres 1884 war zu Ende; und es blieb für dieses Jahr 1885 die Wiederholung dieses letzten Versuches nebst dem weiteren Versuche der Umströmung der Eier bei gleichzeitiger Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere durch langsame Rotation der umströmten Eier in einer Verticalebene zu erledigen übrig, um zu einem bestimmten Schlusse, sei es im positiven oder negativen Sinne, zu gelangen. Eine neue Versuchsmöglichkeit wird ferner gewonnen sein, wenn es mir gelingen sollte, durch „künstliche localisirte Befruchtung" die natürliche Theilungsrichtung sicher im Voraus zu bestimmen.

Einige Male hatte ich auch ein Ei zwischen die Pole eines grossen Electromagneten an einem Coconfaden aufgehängt, um zu sehen, ob sich die erste Furche in bestimmter Richtung zu ihnen

einstelle; doch fehlte es an einer geeigneten Glashülle für den Apparat, so dass die Luftbewegung nicht einmal sicher zu beurtheilen gestattete, ob, wie zu erwarten ist, die Eier selber diamagnetisch sind. Eier, welche sofort nach der Befruchtung in eine relativ weite Glasröhre aspirirt und zwischen die Pole des Electromagneten gelegt worden waren, liessen gleich den von demselben Strom direct umströmten Eiern keine bestimmte Einstellung ihrer ersten Furche erkennen. [Weiteres siehe Nr. 25, S. 11, 26 u. 37.]

Strahlungen und Windungen im befruchteten Ei.

Bei den Umströmungsversuchen kamen noch einige Besonderheiten zur Beobachtung. Bei einigen Eiern war die erste und zweite Furche abnorm gestaltet. Bei anderen, sich [**38**] nicht furchenden Eiern traten in der Umgebung der Eiaxe gleichzeitig mehrere weisse Flecken oben in dem schwarzen Felde auf, und diese weissen Theile entfernten sich alsdann radiär von einander, so dass man den Eindruck erhielt, ein aufsteigender weisser Körper sei dicht unter der Oberfläche in Stücke zersprengt worden; und diese Theile entfernten sich auch noch weiter von einander, nachdem sie schon die Oberfläche erreicht hatten. Einige Male lagen in jedem der auf diese Art entstehenden sechs Strahlen mehrere weisse Puncte, und die Strahlen selber waren alle gleichmässig um etwa 90° spiralig nach rechts gewunden. Durch diese gleichmässige Windung aller Strahlen um die vertical stehende Eiaxe unterscheiden sich dieselben evident von gelegentlich an befruchteten Eiern in Zwangslage in den seitlichen Theilen der Oberfläche vorkommenden hellen Spiralen, welche symmetrisch zur Symmetriebene der Pigmentirung verlaufen und in ihrem Anfangstheile der Richtung des aufsteigenden Stromes folgten, dann aber convolutenartig sich abwärts einrollen.

Einmal entstand bei zu starker Erwärmung der Spirale an einem absterbenden Ei auf der Mitte des braunen Poles ein weisser Fleck, welcher bald sechs Strahlen aussandte, von denen zwei in der Richtung des Stromes standen, während die vier anderen rechtwinkelig zu dieser Richtung orientirt

waren. Man könnte danach zu vermuthen geneigt sein, dass ein ausgeprägter, irgendwie bestimmt charakterisirter electrotonischer Zustand im Sinne FARADAY's in den umströmten Froscheiern entstehe. Dem entgegen muss ich aber zunächst erwähnen, dass ähnliche scheinbare Zerspaltung eines aufgestiegenen Stückes weisser Substanz auch einige Male an nicht electrisch beeinflussten Eiern, welche sich gleichfalls trotz der Befruchtung nicht furchten, wahrgenommen wurden. Unbefruchtete Eier dagegen liessen bei tagelangem Stehenbleiben allmählich ganz unregelmässig vertheilte Flecken entstehen. Danach haben wir also in den erwähnten Zeichnungen „befruchteter", aber nicht sich furchender Eier immerhin eine Thätigkeit besonderer, in gewisser Hinsicht typischer Weise gestaltender Kräfte zu erblicken. Ich habe diese Eier aufgehoben; und gedenke nach weiterer Aufspeicherung solchen Materiales, dasselbe im Zusammenhange zu bearbeiten.

Abhängigkeit der Entwickelung von der Luft, Unabhängigkeit der Organanlage von der Lagerung der Luftquelle.

Einige der Glasröhren mit befruchteten Eiern liess ich [**39**] zu weiterer Beobachtung liegen. Es ergab sich nach einigen Tagen, dass sich an jedem Ende der Röhre nur das nächste Ei ungehemmt weiter entwickelt hatte und zur Zeit der Beobachtung eine normale, eben im Schluss begriffene Rückenfurche darbot; während das zweitnächste Ei blos die Gastrula gebildet hatte und das dritte auf der Stufe der ganz oder fast vollendeten Blastula stehen geblieben war, gleich den übrigen zwischen beiden Enden gelegenen Eiern. War dagegen eine grosse Luftblase zwischen den Eiern in der Röhre vorhanden, so entwickelten sich die ihr anliegenden Eier gleichfalls weiter; und zwar bildete sich der Urmund in keiner constanten Lage zur Berührungsstelle der Luftblase mit der Blastula! Dieser interessante Befund ist wohl ein Zeichen, dass die „Furchung" noch bei sehr geringer Gelegenheit zum Gasaustausch vor sich gehen kann, während zur Bildung neuer Gestaltung durch „Wachsthum" ein höheres Maass von Luftaufnahme nöthig ist.

Weiterhin ergiebt sich, dass die „Lage“ der Luftquelle zur Blastula keinen differenzirendn Einfluss von der Art ausübt, dass etwa immer dieselben Organe des Embryo sich an der der Luft zugewendeten Seite entwickelten[1]).

Bezüglich der gegenseitigen richtenden Wirkung zwichen dem sich theilenden Zellkerne und den Theilen des ihn umgebenden Zellleibes hoffe ich [entsprechend meiner bereits im Jahre 1883 (s. S. 118) geäusserten Vermuthung und den oben S. 303—305 mitgetheilten Versuchen (siehe Nr. 30)], an den künstlich deformirten Eiern durch genaue Prüfung der Stellung der Kernspindel zu den von einander unterscheidbaren Dottermassen die nöthige Aufklärung gewinnen zu können. Jüngst hat sich O. Hertwig[2]) gleichfalls für eine solche richtende Wechselwirkung und zwar auf Grund vergleichend anatomischer und physiologischer Thatsachen ausgesprochen. Er sagt: „Der Furchungskern, von welchem auf das Protoplasma Kraftwirkungen ausgehen, wie die strahlenförmige Anordnung der Plasmatheilchen um ihn lehrt, sucht stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen.“ S. 19. „An dem Furchungskern bilden sich die zwei vor jeder Theilung auftretenden Kraftcentren in der Richtung grösster [**40**] Protoplasma-Ansammlung der Zellen.“ S. 20. Und ferner: „Dem Protoplasma und Kern, indem sie wechselseitig auf einander einwirken, kommt die Fähigkeit zu, ihr Lageverhältniss zu reguliren.“ S. 21 [siehe hierzu Nr. 31, S. 276]. Diese Aussprüche erfolgen auf Grund der ihnen entsprechenden Kerneinstellung bei normalen, verschieden geformten Eiern. Die dadurch schon gewonnene „Wahrscheinlichkeit“ kann aber zu einer „Gewissheit“ erst erhoben werden, wenn es uns gelingt, dasselbe Verhalten in verschiedenartigen, von uns künstlich erzeugten Bedingungen zu beobachten. Auf solches Verhalten weisen bereits ein weiter unten (S. 336) mitgetheiltes Vor-

[1]) Es ist vielmehr zu folgern, dass jede Seite der Blastula und Gastrula die Athmungsfunction übernehmen kann und dass von jeder Seite aus die Luft im ganzen Gebilde vertheilt werden kann.]

[2]) O. Hertwig. Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena 1884.

21*

kommniss an in Zwangslage befindlichen Eiern sowie die vorn S. 303 mitgetheilten Deformationsversuche hin.

V. Bedeutung der ersten Furchungen.

Weitere Beobachtungen sollten mich über die Bedeutung der ersten Furche noch sicherer unterrichten, als es bereits durch meine erste Untersuchung (Nr. 16) geschehen war. Als normales Verhalten hatte sich, wie schon erwähnt, ergeben, dass diese senkrecht sich einstellende Furche bei Rana esculenta das Bild der oberen Eihälfte, welches auf einer Seite durch einen hellen, sichelförmigen Saum ausgezeichnet ist, symmetrisch theilt (s. Taf. IV), dass sie also in die Symmetrieebene der Pigmentirung bei der vorhandenen schiefen Einstellung des Eies fällt; ferner dass die Furchen der vierten Furchung normaler Weise gleichfalls dazu symmetrisch orientirt sind, und dass in gleicher Weise bei Rana esculenta wie fusca die Medianebene des späteren Embryo in die erste Furchungsebene fällt[1]).

1) Diesem Zusammenhang liegt ein Furchungschema zu Grunde, welches in jenen wesentlichen Eigenschaften, die uns die Möglichkeit gewähren, die Hauptrichtungen des Embryo am Eie schon nach der ersten Furche zu erkennen, zuerst von mir aufgestellt und als Normalfurchungsschema der Rana esculenta bezeichnet worden ist (s. S. 113 u. f.). Bei dieser Gelegenheit bemerkte ich, dass dasselbe total verschieden ist von dem kurz zuvor seitens A. Rauber's für diese Species aufgestellten Normal-Furchungsschema. Gegen diese Angabe erhebt dieser Autor Einspruch (Zoolog. Anz. 1883, S. 461 und Zoolog. Jahresber. 1883, Abth. IV, S. 129), indem er behauptet, dass unser beider Schemata vollkommen übereinstimmten, und beschwert sich zugleich, dass ich seine Vorarbeit nicht anerkannt hätte. Nun aber gründet sich Rauber's Normalschema auf die Anwesenheit einer Brechungsfurche (vergl. Morph. Jahrb. VIII, S. 262 u. 274), während das meine auf dem Fehlen einer solchen beruht, wodurch erst die Beziehung zur künftigen Medianebene erkennbar wurde. Zweitens giebt R. bezüglich derjenigen Beziehungen meines Schemas, welche bereits von früheren Autoren, zuletzt von Rauber beschrieben worden sind, und für welche ich auf Rauber's Abbildung verwiesen habe, extra eine Vorschrift, wie dieselben aus der „Normalstellung" der Furchen seines Schemas abzuleiten seien (S. 275). Damit ist wohl der Einspruch R.'s genügend charakterisirt. Aber selbst, wenn R. diese vor ihm bereits bekannten Züge als die normalen hingestellt hätte, so würde dieses Schema damit für unseren Zweck noch gar nicht brauchbar gewesen sein, denn es fehlten noch alle dafür nöthigen Hauptmomente: erstens, dass bei diesem Schema die Eiaxe schräg steht, wodurch allein Vorn und Hinten so früh erkennbar werden; zweitens, dass die erste Furche durch die Symmetrieebene dieser Schiefstellung geht; drittens, dass die zweite

a) Beziehung zwischen „erzwungener" Stellung der Eiaxe und der Richtung der ersten, resp. zweiten Furche[1]).

[**41**] Von allen den vorstehend genannten normalen Lage-Beziehungen der ersten Furchungen zu einander sowie zur Eiaxe und zur Medianebene sind mir im Jahre 1884 zahlreiche Abweichungen vorgekommen; die Beziehung zur Symmetrieebene der Pigmentirung war sogar in der grossen Mehrzahl der Fälle verändert. Da es mir nicht wahrscheinlich schien, dass so fundamentale Verhältnisse ohne besondere Ursache in ihrem Wesen variiren, suchte ich nach einer solchen Ursache, und glaube sie darin erblicken zu dürfen, dass in diesem Jahre alle meine Eier behufs Verwendung der Mehrzahl derselben zu anderen Versuchen[2]) sich wenigstens einige Stunden lang, von der Befruchtung angefangen, in „Zwangslage" befanden (s. Nr. 22, S. 117 und Nr. 31, S. 250 und 251).

Furche excentrisch und zwar normaler Weise immer derselben, dem Hinten entsprechenden Seite genähert ist, und viertens, dass auch die Furchen der vierten Theilung normaler Weise zur ersten Furchungsebene symmetrisch orientirt sind. Bei RAUBER's und seiner Vorgänger Beobachtungen dagegen fehlt jede Beziehung der Furchungsaxe zur Eiaxe, desgleichen die Beziehung der vierten Theilung auf die erste, da sie schon in diesem Stadium die erste und zweite Furche nicht mehr von einander unterschieden haben, und die Beziehung der Medianebene des Embryo auf die ersten Furchungsebenen (s. Nr. 21, S. 160).

[1) Die hier verwendete, von PFLÜGER eingeführte Zwangslage durch ungenügende Quellung der Gallerthülle ist mit nur geringer Deformation der Eier verbunden, weshalb man sie als „**einfache Zwangslage**" bezeichnen kann. Gleichwohl weisen Vorkommnisse (die Abweichungen der ersten oder zweiten Furchungsebene aus der Symmetrieebene des Rindenpigmentes) darauf hin, dass die Richtung der ersten Furche dabei manchmal durch geringe Gestaltänderung beeinflusst ist. Stärker ist dies bei Eiern der Fall, welche durch starke Deformation (Aspiration in Glasröhren oder Pressung zwischen Platten bei geringer aber doch stärkerer Quellung der Gallerthülle) in erzwungener Lage erhalten werden; diese übrigens nicht so feste Zwangslage kann als **Deformationszwangslage** bezeichnet werden. Die Zwangslage unterscheide ich weiterhin in **schiefe** oder **gerade**, je nachdem die Eiaxe in abnormer oder normaler Richtung fixirt wird (s. Nr. 21, S. 195 Anm.).]

[2) Zu den in Nr. 18 mitgetheilten Anstechversuchen. Diese machen nöthig, dass das Ei beim Fassen seiner Hülle mit der Pincette und beim Anstechen sich in dieser Gallerthülle nicht drehen könne, damit man auch wirklich die beabsichtigte Stelle verletze.]

Diese Abweichung bekundete sich einmal, wie schon oben erwähnt, darin, dass bei vielen Eiern die erste Furche nicht vollkommen senkrecht, ja sogar einige Male fast wagrecht stand; doch entwickelten sich alle diese Eier nicht weiter.

Für Eier in Zwangslage stellte PFLÜGER[1]) den Satz auf, dass ein und dasselbe Ei bei der ersten Entwickelung sich in sehr verschiedene Richtungen theilen kann, „je nachdem man willkürlich den Winkel wählt", den die Eiaxe mit der Richtung der Schwerkraft macht. Ordnet man aber die Zahlen seiner eigenen Tabelle nach den Neigungen der [**42**] Eiaxe, so steht z. B. bei 90°, also bei immer derselben willkürlich gewählten Neigung die erste Furchungsebene in Winkeln von 0°, 0°, 0°, 22°, 33°, 40°, 50°, 60°, 90° zur Eiaxe; in gleicher Weise verhalten sich seine übrigen Zahlen.

[Statt einer Abhängigkeit des Winkels der ersten Theilungsebene von dem willkürlich gewählten Neigungswinkel der Eiaxe wäre also richtiger eine vollkommene Unabhängigkeit beider von einander aus den Messungen PFLÜGER's abzuleiten]; und PFLÜGER spricht solches, ohne den vorstehenden Satz zu widerrufen, implicite selber aus, indem er in seiner dritten Abhandlung, S. 1, angiebt: „dass die Schwerkraft die Richtungen der Zelltheilungen in dem sich entwickelnden Batrachiereie beherrscht, so dass „keine" wesentliche Beziehung zwischen Lage der Eiaxe und der Richtung der Furchungen existirt." [Doch entspricht auch diese Angabe nicht meinen Erfahrungen, wie jetzt dargethan werden soll.]

Von 493 von mir im Jahre 1884 beobachteten, in Zwangslage [mit meist nur geringer erzwungener Schiefstellung der Eiaxe] befindlichen Eiern von Rana esculenta stand bei 106 Stück (21,5%) die erste Furche in Richtung der durch die Eiaxe gehenden verticalen Symmetrieebene, bei 56 (11%) innerhalb 20° nahe dieser Richtung. Dagegen stand bei 173, also 35% der Eier, die erste Furche rechtwinkelig zur Symmetrieebene, und bei weiteren 90 Stück (18%) innerhalb 20° dieser Richtung genähert; während in den noch verbleibenden Raum von 50° zwischen diesen Extremen nur der Rest von

[1]) PFLÜGER's Arch. Bd. XXXII, S. 15.

68 Eiern (14 %) fällt. Es zeigt sich also, wie auch gleichzeitig College BORN beobachtet hat, bei Zwangslage der Eier ein auffallend häufiges rechtwinkelig Stehen der ersten Furche zur verticalen Symmetrieebene, welche ihrerseits durch die Eiaxe bestimmt ist. Ausserdem finde ich eine sehr ausgesprochene Gruppirung der Abweichungen, sowohl um diese Richtung, wie um die Symmetrieebene selber, so dass zusammen 86% der ersten Furchungsebenen diesen beiden Richtungen zugehören, während blos 14% in den 50° umfassenden Zwischenraum zwischen diesen beiden Hauptgruppen fallen (s. S. 335 u. f.)

Ich habe zugleich beobachtet, dass bei diesen letzteren von vorstehender Regel abweichenden Eiern grösstentheils schon nach der zweiten Furche *die Pigmentvertheilung in der Eirinde derartig umgearbeitet war, dass nachträglich die Uebereinstimmung mit einer der beiden Hauptrichtungen* [das heisst mit der Richtung der ersten oder zweiten Furche] sich hergestellt fand (s. S. 52[1]).

Damit ist ein für die Auffassung des Mechanismus der ersten Entwickelungsvorgänge höchst bedeutsamer Irrthum PFLÜGER's beseitigt, indem an die Stelle des „Fehlens" jeder [**43**] wesentlichen Beziehung der ersten Furche zur Eiaxe der „Wechsel zwischen einer ganz bestimmten Alternative" tritt[2]), welchen wir, wie

[1]) Diese fundamentale, durch zahlreiche Wiederholungen sicher gestellte Beobachtung, welche auf sehr actuelle Beziehungen zwischen der pigmentirten Substanz der Eirinde einerseits und der Anordnung des unter ihr liegenden Bildungsdotters und den Qualitäten des Zellkernes andererseits, also zwischen der sogenannten primären Eiaxe und dem Eiinhalt hinweist, ist bis jetzt von keinem nachfolgenden Beobachter beachtet worden (s. Nr. 30).

[2]) Entsprechend der Ausführung auf Seite 109 wurden auch hier die Abweichungen als zum Theil auf Versuchs- und Beobachtungsfehlern beruhend aufgefasst. Spätere Beobachtungen mit gleichem Resultat machen es wahrscheinlich, dass diese Abweichungen zu einem erheblichen Theil wirklich im Veralten der inneren Theile des Eies selber begründet sind und nicht blos auf nachträglichen Drehungen des Eies beruhen (s. Nr. 20, S. 51).

Alsdann hat an die Stelle des von PFLÜGER behaupteten Fehlens jeder Beziehung zwischen der Eiaxe und den beiden ersten Furchen, besser gesagt, zwischen dem „pigmentirten Rindentheil" und den durch die beiden ersten Furchungen gesonderten „inneren" Dottermassen bei schiefer

wir sehen werden, schon jetzt in seinen Ursachen annähernd zu verstehen im Stande sind.

b) Beziehung zwischen der Richtung der ersten Furche und der Richtung der Medianebene bei „einfacher Zwangslage" (s. S. 325) der Eier.

Die Feststellung der Bedeutung der ersten Furche für den späteren Embryo angehend, so wurde bei 75 von den erwähnten, in Zwangslage erhaltenen Eiern ausser der Stellung dieser Furche zur Symmetrieebene der oberen Ansicht noch die Stellung der Rückenfurche resp. der Ort der ersten Urmundsanlage bestimmt. Davon fielen bei blos 15 Eiern, also 20%, die erste Furche und die Medianebene des Embryo mit der Symmetrieebene der Pigmentirung zusammen, während bei weiteren 11, also 14%, dasselbe annähernd, mit Abweichungen innerhalb 20°, der Fall war. Diese 34% der Eier zeigten somit in der Zwangslage wesentlich dasselbe Verhalten als Eier, welche ihre physiologische Schiefstellung der Eiaxe durch Eigendrehungen eingenommen haben.

Bei 24 der Eier, bei welchen die erste Furche rein quer, bei 13, wo sie annähernd quer zur Symmetrieebene stand, fiel gleichwohl die Medianebene vollkommen resp. annähernd mit der Richtung der Symmetrieebene zusammen[1]). Diese Eier, zu-

Zwangslage eine Beziehung zu treten, welche nicht so fest ist, wie oben gefolgert wurde, sondern um zwei Prädilectionsrichtungen variirt.

Mit anderen Worten heisst dies: Bei Zwangslage, also bei dadurch veranlasster Störung der normalen Lage der pigmentirten Rindensubstanz zu den inneren Dottersubstanzen kommt „während" der beiden ersten Furchungen oft der normale Einfluss der pigmentirten Rindensubstanz auf die Bestimmung der „Richtung" der ersten Eitheilungen nicht voll zur Geltung, sondern der Einfluss der „inneren" Dottersubstanzen auf die Theilungsrichtung überwiegt.

Unsere zweite Beobachtung zeigt, dass alsdann, während und nach der zweiten Furchung, das Rindenpigment nachträglich zu einer der beiden ersten Theilungen, also zu der durch die ersten Theilungen bewirkten Sonderung der inneren Dottersubstanzen „symmetrisch" geordnet wird; und zwar geschieht dies, wie später mitgetheilt wird, fast ausnahmslos um diejenige der beiden ersten Furchen, mit welcher später die Medianebene des Embryo zusammenfällt.

[[1]) Ueber das Verhalten bei Pressung der Eier zwischen wagrechte und senkrechte Platten siehe Nr. 29, S. 607.]

sammen 49% der beobachteten, stellen das Verhalten dar, welche von RAUBER[1]) als das ausschliessliche Vorkommen unter normalen Verhältnissen hingestellt worden ist. Da aber RAUBER, nach seiner mündlichen Angabe, mit wenig angefeuchteten Eiern experimentirte, so war jedenfalls bei seinen Versuchen zumeist Zwangslage wie bei den meinigen vorhanden; und es ist blos zu verwundern, dass RAUBER diese Einstellung als die „ausschliessliche" aufführt.

Ich fasse dieses Vorkommniss als einen **Anachronismus der Furchung,** als eine bei Zwangslage sehr häufig eintretende zeitliche Verwechselung der beiden ersten Furchen (siehe S. 117) auf[2]), wobei also die eigentlich zweite, normaler Weise quer zur Symmetrieebene stehende Furche zuerst entstanden ist, wobei gleichwohl aber die Medianebene des Embryo in der Richtung der hier erst als zweite entstandenen, aber durch ihre Stellung in der Symmetrieebene und eben durch ihre genannte Beziehung zur Medianebene wohl charakterisirten, nor- [**44**] maler Weise ersten Furche liegt. Dieser Möglichkeit war bereits in meiner ersten Arbeit auf Grund einer damals einzigen bezüglichen Beobachtung gedacht und ich habe auf der Naturforscherversammlung in Magdeburg Herrn RAUBER diese Deutung entgegengestellt. (Sitzungsber. der Vers. der Naturf. 1884 S. 330.) Da aber Herr RAUBER in seinem kurzen dem Drucke übergebenen Referat den bezüglichen Theil seines Vortrages ausgelassen hat, so muss meine Erwiderung an jener Stelle wie aus der Luft gegriffen erscheinen.

Die von mir gemachte Annahme wird durch zahlreiche beobachtete sonstige Anachronismen der typischen Furchungsordnung bei Zwangslage gestützt. In einer Glasschale mit 20 Eiern trat sogar bei 4 Eiern die dritte verticale Furche vor der ersten Aequatorialfurche auf, wobei also sogar eine zeitliche Verwechselung einer wagrechten Furche mit einer senkrechten Furche stattfand. [Weiteres s. Nr. 22, S. 22.] Wenn somit die Reihenfolge der quali-

[1]) Zool. Anz. 1883, S. 462, und Vortrag auf der Vers. d. Naturf. zu Magdeburg 1884.

[[2]) Ueber den Mechanismus dieses Anachronismus siehe Nr. 20, S. 52 und Nr. 21, S. 201.]

tativ verschiedenen Eitheilungen bei derselben Species so leicht alterirbar ist, so wird es verständlicher, dass auch bei nahe verwandten Species darin Verschiedenheiten bestehen, wie A. GOETTE[1]) es bezüglich der Würmer angiebt, wo die erste Furche bald die Medianebene darstellt, bald Vorn und Hinten scheidet. Dieser Autor erwähnt zugleich auch schon das Vorkommen von Furchungsanachronismen innerhalb derselben Species bei den Würmern.

In diesem Wechsel ist aber nach meinen Erfahrungen bezüglich des Frosches das Wesentliche, Bleibende, dass die ersten drei Theilungen des Eies normaler Weise in einer „festen Beziehung zu den Hauptaxen des Embryo" stehen, dass nämlich eine dieser Furchen die Medianebene darstellt, eine Dorsal und Ventral, eine andere Kopf- und Schwanzwärts scheidet, und dass mit diesen Axenbestimmungen auch schon die angehörigen „Qualitäten", das Dorsal und Ventral, das Oral und Aboral von einander differenzirt und in ihrer Lage an jeder von beiden Hälften der betreffenden Axe normirt sind.

Bei den übrigen 12 Eiern, also bei 16%, wurde ein scheinbar abweichendes Verhalten beobachtet, dessen Thatsächlichkeit indess erst [**45**] durch weitere Versuche geprüft werden muss, ehe zu einer Erklärung seiner eventuellen Bedeutung geschritten werden kann (s. Nr. 21, S. 196; Nr. 29, S. 608 u. Nr. 30, S. 4).

Aehnliche Abweichungen kamen häufiger bei *Eiern in Zwangslage, welche nach der ersten bis vierten Furche umgedreht* und in dieser Lage bis zum Auftreten der Rückenfurche erhalten worden waren, zur Beobachtung; doch sind hier auch die fehlererzeugenden Kräfte noch grössere.

Da PFLÜGER die in Zwangslage noch waltende Gesetzmässigkeit der Lage der ersten resp. zweiten Furche zur Eiaxe übersehen hat, er aber gleichwohl die Medianebene des Embryo durch die verticale Symmetrieebene der Eieinstellung bestimmt

1) A. GOETTE. Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Thiere. Heft I, S. 7, Heft II, S. 56.

fand, wie ich es vorher schon für die normale Schiefstellung der Eiaxe mitgetheilt hatte, so kommt er zu der Auffassung (Abhandlung II, S. 31), dass bei Zwangslage die Ebene der ersten Furchung mit der Medianebene die verschiedensten Winkel mache, womit also jede Beziehung der ersten Furche zur Medianebene aufgehört haben würde. Damit wäre auch das von mir und danach von PFLÜGER gefundene Gesetz, dass die erste (resp. nach vorstehender Erörterung gelegentlich zweite) Furche die Medianebene des Froschembryo darstellt, blos der Ausdruck eines zufälligen, leicht trennbaren Zusammenfallens gewesen, und hätte demnach auch nur geringe ontogenetische Bedeutung gehabt. Indem ich durch die vorstehend mitgetheilten Beobachtungen und Ausführungen diese Auffassung als irrthümlich nachgewiesen habe, mache ich mir dies Gesetz in seiner fundamentalen Bedeutung, dass die erste (resp. zweite) Furche bereits das Material der beiden Antimeren des künftigen Embryo scheidet, auf's Neue zu eigen[1]).

Das Wesen der [normalen] Furchung besteht demnach, wie ich schon in meinen Arbeiten über die Bestimmung der Hauptrichtungen und über die Bedeutung der indirecten Kerntheilung angenommen habe, [abgesehen von der Zerlegung des Eies in kleinere Zellen] darin, dass sie das [durch die Befruchtung „activirte"][2]) Keimmaterial „qualitativ" scheidet und es zugleich in einer Weise zu einander „ordnet", welche die Lage der späteren differenzirten Organe des Embryo im Voraus bestimmt. Diese qualitative Scheidung und bestimmte Lagerung betrifft „vorzugsweise" das „Kernmaterial" [**46**] und wird durch

[1]) Da indess die erzwungene Schiefstellung der Eiaxe in diesen Versuchen eine nur wenig von der verticalen abweichende war, und sie gleichwohl so erhebliche Abweichungen von der Norm hervorbrachte, so ist vielleicht nicht mit Unrecht zu vermuthen, dass bei erzwungener stärkerer Schiefstellung die Procentzahlen der Abweichungen noch grössere werden. Und noch mehr wird dies wohl gesteigert werden können, wenn die Zwangslage, wie bei Pressung der Eier zwischen Platten oder bei Aspiration in enge Röhren noch mit starker „Deformation" der Eier verbunden ist. (Nr. 29, S. 607 und Nr. 31, S. 265 u. f.)]

[2]) Ueber die gemachte Einschaltung siehe Nr. 22, S. 138, sowie Nr. 27 u. 28.]

die „indirecte" Kerntheilung vermittelt [s. S. 306 u. Nr. 22, S. 138][1]).

O. Hertwig hat sich im Anschluss an die von mir ausgesprochene Auffassung der Bedeutung der indirecten Kerntheilung jüngst in ähnlicher Weise über die Bedeutung der Furchung geäussert und dabei zuerst und mit Recht auf die Wichtigkeit der gleichzeitig stattfindenden Vermehrung des Kernmaterials hingewiesen. Er sagt[2]): „Als das Wesentlichste und Wichtigste der ersten Entwickelungsvorgänge betrachte ich die Vermehrung, Individualisirung und gesetzmässige Vertheilung der Kernsubstanz".

Entstehungsmöglichkeit der Doppelbildungen.

Diese Bedeutung der Furchung beschränkt meiner Meinung nach, wie ich nicht unterlassen will bei dieser Gelegenheit nochmals hervorzuheben (s. S. 122), die Möglichkeit der Anlage von „Doppelbildungen mit Verdoppelung von Axenorganen" auf die Zeit vor und bis zur Vollendung der ersten Furchung, wofür sich früher schon B. Schultze[3]), Fol[4]) und F. Marchand[5]) ausgesprochen haben. Letzterer sagt schon: „wir müssen annehmen, dass den beiden Embryonalanlagen auch zwei Furchungscentren entsprechen".

[1]) Es war hier wie früher (s. S. 327 Anm.) angenommen, dass die beobachteten kleinen Abweichungen von den beiden Hauptrichtungen auf Versuchs- oder Beobachtungsfehlern beruhen und dass also, von dem typischen Anachronismus abgesehen, das Entwickelungsgeschehen auch bei Zwangslage der Eier normal verliefe. Dasselbe wurde für die 16% gröberer Abweichungen vermuthet.

Daher bezog sich die hier gegebene Definition der Bedeutung der Furchung trotz der gleichzeitigen Berücksichtigung der Zwangslage doch nur auf normales Geschehen.

Bei wirklichen Abweichungen des Geschehens wird in Folge frühzeitiger Activirung von Reserveidioplasson der Furchung andere Bedeutung zukommen (s. Nr. 28).]

[2]) O. Hertwig, das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884, S. 36.

[3]) Bernh. Schultze, Ueber anomale Duplicität der Axenorgane. Virch. Arch., Bd. 7, 1854 und Sur les Monstres doubles. Compt. rend. 1856, I, Nr. 23.

[4]) loco cit.

[5]) F. Marchand, Artikel: Missbildungen in Eulenburg's Realencyclopädie der Heilkunde, 1881, S. 16.

Die Doppelbildungen mit Verdoppelung von Axenorganen unterliegen in ihrer „Anlage" einem ganz besonderen Gesetze [s. S. 122]. Dies Gesetz, welches ich kurz das **„Gesetz der doppelten Symmetrie der Organanlagen"** nennen will, bestimmt, dass jede dieser Doppelbildungen in allen ihren Theilen symmetrisch zu einer Ebene, zur Hauptsymmetrieebene, angelegt ist, und dass ein Gleiches wiederum bei jeder der so gebildeten beiden Antimeren der Fall ist, so weit in ihr Verdoppelung sich findet. Durch dieses Gesetz wird die Reihe der Möglichkeiten um ein mehrfach Unendliches auf die in ihrer Gesammtheit aber immer noch unendlich grosse [**47**] Mannigfaltigkeit von Bildungen in einer Weise beschränkt, welche wir uns am leichtesten dadurch vorstellen können, dass wir zwei gleich entwickelte Embryonen symmetrisch nebeneinander legen und von den beiden einander zugewendeten Antimeren jeder derselben durch je einen ebenen Schnitt symmetrische Stücke abschneiden und die Schnittflächen beider Embryonen vereinigen; dabei ist es zugleich gestattet, die Embryonen vor dem Durchschneiden symmetrisch zu verbiegen, so dass der Schnitt eine Strecke weit der Medianebene jedes Embryo folgen und sie dann verlassen kann. Die Schnittebene kann hierbei natürlich an unendlich vielen Stellen und in unendlich vielen verschiedenen Richtungen geführt werden, und es scheint, dass keine der so umgrenzten Möglichkeiten von der Natur verschmäht werde[1]). Dieses wunderbare Gesetz ist, wie ich mich an dem reichen, die seltensten Fälle enthaltenden Material der hiesigen Sammlung überzeugt habe, in der „Anlage" der Organe ausserordentlich fein durchgeführt, wenn auch nachträglich durch ungleiches Wachsthum oder ungleiche äussere Begünstigung erhebliche Asymmetrien entstehen. Dadurch, dass die Doppelbildungen mit Verdoppelung von Axenorganen diesem Gesetze unterliegen, bekundet sich, dass dieselben causal und daher auch systematisch getrennt werden müssen, von allen anderen Doppelbildungen sowohl von den Verdoppelungen einzelner nicht axialer Organe (der

1) Vergl. P. L. Panum, Beiträge zur Kenntniss der physiologischen Bedeutung der angeborenen Missbildungen. Virchow's Arch. 1878, Bd. 72.

Extremitäten etc.), wie auch von den wenigen Missbildungen mit Verdoppelung der Axenorgane, welche diesem Gesetze nicht unterliegen (Inclusionen), was schon von B. Schultze (loc. cit.) mit Recht hervorgehoben, aber von späteren Autoren nicht genügend gewürdigt worden ist.

Unserer Auffassung der Furchung nach würde also die Hauptsymmetrieebene der Doppelbildung einer normalen ersten Furche entsprechen, da sie das Keimmaterial qualitativ halbirt; und es wird dadurch erklärlich, dass alles, was angelegt wird, symmetrisch zu dieser Ebene ist. Nun müsste aber für die Medianebene jeder dieser Antimeren noch einmal eine der ersten vergleichbare Furche entstehen, welche [**48**] wiederum das Material qualitativ halbirt, aber nur so weit es halbirbar, also doppelt vorhanden ist[1]). Unerklärbar und tief bedeutsam ist es, dass das Material gerade so weit doppelt vorhanden sein müsste, um in der weiteren Entwickelung einen für sich vollkommen normal angelegten Theil einer Antimere bis an eine in jedem Falle andere, ebene Abgrenzungsfläche auszubilden, wobei eine grosse Anzahl von Organen bis an diese Begrenzungsfläche normal angelegt werden, obgleich ihr übriges Stück von vornherein fehlt. Letzteres scheint auf eine sehr vollkommene „Selbstdifferenzirung" der auch nur einzelnen Organtheilen entsprechenden Keimtheile hinzuweisen; und diese Keimtheile müssten dann wohl von Anfang an schon entsprechend verschieden sein. Dagegen spricht nun aber die andere Thatsache, dass alle Theile der unvollkommenen Antimere bis zu ein und derselben Abgrenzungsebene vorhanden

[[1]) Diese zweite Furche würde wohl bei einem normalen Ei rechtwinkelig zur ersten stehen, da auch hier die beiden Furchungszellen wie normal halbkugelig sind und daher die Gestalt des Bildungsdotters, welche ja die Richtung der Kernspindel bedingt, auch die normale ist. Soweit eine besondere Vertheilung der Dottersubstanzen nöthig ist, musste sie secundär um die Richtung der Kernspindel erfolgen, wie (s. S. 327 und S. 337) bei Zwangslage beobachtet worden ist. So würde sich erklären, dass G. Born (Ueber die Furchung des Eies bei Doppelbildungen, Breslauer ärztliche Zeitschr. 1887, Nr. 15) keine bestimmte äussere Abnormität im Verlaufe der Furchung an Eiern, welche Doppelbildungen lieferten, wahrnehmen konnte, wie ich bereits im Referate dieser Arbeit bemerkt habe (s. Hermann-Schwalbe's Jahresbericht der Anatomie und Physiologie, anat. Abthlg. 1887, S. 590).]

sind, was seinerseits am einfachsten von einer von der Medianebene ausgehenden Differenzirung ableitbar zu sein scheint, wobei die ursprüngliche Keimsubstanz noch relativ einfache Beschaffenheit besitzen könnte und erst im Laufe der Entwickelung selber ihre grosse Mannigfaltigkeit erlangen würde[1]).

Wir stehen bei diesen Doppelbildungen vor einem der grössten und interessantesten Räthsel, welchem wir auch unter Zuhülfenahme der Entstehung der partiellen Antimeren durch Regeneration von den nach Ansicht einiger Autoren durch eine äussere Einwirkung von einander getrennten vollkommenen Antimeren aus, nicht wesentlich näher treten würden, zumal da ein Ersatz der zur „Einheit“ des Individuum fehlenden Theile ein für jetzt ebenso unlösbares Problem einschliesst.

VI. „Causale Bedeutung“ einiger Beziehungen der ersten Entwickelungsvorgänge zu einander.

1. Ursache der ersten Theilung des Eies von „Rana esculenta“ in Richtung der Symmetrieebene seiner Einstellung.

Suchen wir nun zum Schlusse uns eine vorläufige Auffassung der causalen Bedeutung einiger der bis jetzt sicher gestellten Beziehungen der ersten Entwickelungsvorgänge zu einander zu bilden, so ist zunächst zu erörtern, warum die erste Furche bei der physiologischen Schiefstellung der Eiaxe von Rana esculenta in Richtung der Symmetrieebene dieser Einstellung steht.

Diese Schiefstellung der Eiaxe ist der Ausdruck der Ansammlung der Hauptmasse der specifisch leichteren Substanz an einer Stelle ausserhalb der Eiaxe, also ausserhalb der Verbindungslinie der Mitten der [**49**] braunen und weissen Eirinde. Demnach zieht sich die specifisch leichtere Masse, der Bildungsdotter, von der Oberfläche aus im Inneren nach derjenigen weissen Seite des Eies hin, welche sich in

[1]) Diese Eventualität wurde durch die späteren Versuche gestützt (s. Nr. 22, S. 287).]

Folge dessen etwas nach oben dreht. Der Bildungsdotter ist also etwas in die Länge gezogen und die senkrechte, dieser Längsrichtung parallele Mittelebene stellt sich als die Symmetrieebene dieser Massenanordnung dar. Die Richtung der ersten Furche, also der „Theilungsebene“ des Zellleibes, welche in diese Symmetrieebene fällt, ist nach den bisherigen Erfahrungen über Zelltheilung als in fester Beziehung stehend zur „Theilungsebene“ des Kernes aufzufassen, da beide Ebenen immer als zusammenfallend beobachtet worden sind. (Ob diese Beziehung eine durchaus constante ist, werden uns, wie ich hoffe, die Untersuchungen von den oben erwähnten linsen-, kegel- und keilförmig deformirten Eiern lehren.) Der Kern selber bildet bei seiner Theilung eine längliche Figur, deren Axe rechtwinkelig zu seiner Theilungsebene orientirt ist. Wenn nun, wie oben angenommen worden ist, dieses Gebilde mit den Substanzen des Zellleibes in einer richtenden Wechselwirkung steht, so wird bei einer ursprünglichen Abweichung beider von ihrer Gleichgewichtslage zu einander das weniger massige und daher leichter bewegliche Gebilde von beiden, der Kern, natürlich die stärkere Ablenkung aus seiner Richtung erfahren, während der Zellleib, den vorliegenden Grössenverhältnissen beider entsprechend, kaum merkbar alterirt werden wird.

Für die Einstellung der Kernspindel ergeben sich aus der länglichen symmetrischen Anordnung der verschiedenen Dottermassen somit zwei Prädilectionsrichtungen, in welchen allein Gleichheit der Wirkungen von beiden Antimeren des Zellleibes her auf die Kernspindel stattfindet, also eine gewisse Stabilität vorhanden ist. Einmal die rechtwinkelige Einstellung der Kernspindel zur Symmetrieebene; in dieser Stellung kommen beide Enden der Kernspindel unter beiderseits ganz gleiche Zellleibsubstanzen, weshalb sie für diejenige Theilung, welche das Material für die beiden Antimeren scheidet, die naturgemässe ist, da dabei auch der Kern seine Substanzen meiner Annahme nach qualitativ halbirt.

Ist, wie aus der normalen Furchung zu schliessen, beim Froschei nach der Befruchtung zunächst eine Tendenz zu solcher qualita-

[50] tiven Halbirung im Kern und vielleicht auch im Dotter vorhanden, so wird sich diese Einstellung herstellen, sofern nach unserer Annahme die „qualitative Natur der Theilung“ des einen dieser Zelltheile einen „richtenden“ Einfluss auf die Stellung zu dem anderen Zelltheile ausübt.

Die zweite stabile Stellung der Kernspindel ist natürlich ihre Lage in der Symmetrieebene. Hierbei werden aber die Enden der Kernspindel unter zwar für jedes einzelne Ende von den beiden Antimeren des Zellleibes her gleiche, aber für beide Enden verschiedene Einwirkung gelangen; und bei einer qualitativen Wechselwirkung zwischen Zellleib und sich theilendem Kern ist es naturgemäss, dass in dieser Stellung der Kern sich qualitativ ungleich theilt.

Dass bei diesen beiden ersten Theilungen die Theilungsebenen senkrecht, die Kernspindeln also wagrecht stehen, muss seinen Grund in der „Anordnung der Massen des Zellleibes“ durch die Schwere haben, da diese ja selber in der dem Eie durch die Schwerkraft gegebenen Einstellung im stabilen Gleichgewicht sich finden.

Wenig wahrscheinlich ist es dagegen, dass die Schwere „direct“ die wagrechte Einstellung der beiden ersten Kernspindeln als wesentliches Moment hervorbringt, da sich bei Rana fusca diese Kernspindeln auch bei langsamer Rotation der Eier in einer Verticalebene (Nr. 19) in gleicher Weise zur Eiaxe einstellen. Aus dem gleichen Grunde nehme ich auch für die Richtung der, bei Ruhestellung des Eies senkrecht stehenden Kernspindel der dritten Theilung, wie für die Richtungen der Kernspindeln bei allen weiteren Theilungen an, dass sie durch die „Anordnung der Massen des Zellleibes“ [resp. durch deren „Gestalt“ s. S. 303], bestimmt werden.

Die typische Stellung der Kernspindeln zur Richtung der Schwere hat ihren Grund demnach wesentlich darin, dass die Schwere bei Ruhelage des Eies entweder das ganze Ei oder, bei Befestigung der „Eirinde“ durch sogenannte Zwangslage, die Hauptmasse des Eiinhaltes nach dem

specifischen Gewicht der Dottersubstanzen einstellt und diese Massen ihrerseits die Stellung der Kernspindeln bestimmen.

2. Ursache der ersten Theilung des Froscheies „quer" zur Symmetrieebene der erzwungenen Einstellung desselben.

Die Einstellung schon der ersten Kernspindel in die Symmetrieebene erfolgt, wie wir gesehen haben, nur bei Eiern, welche sich in Zwangslage befinden. Hier sind aber wesentlich dieselben Verhältnisse wie bei den Eiern der Rana esculenta; nur ist [**51**] die längliche Gestaltung des Bildungsdotters wohl eine noch erheblichere; und an die Stelle der „äusserlich sichtbaren" Symmetrieebene tritt eine von der inneren Strömung abhängige und vielleicht manchmal etwas gekrümmte Fläche, welche wohl nicht immer ziemlich genau mit ersterer [also mit der senkrechten Symmetrieebene der Anordnung der pigmentirten und der hellen Rindensubstanzen] zusammenfällt und dadurch die oben (S. 327) erwähnten „Variationen der ersten Furche um die Symmetrieebene" resp. um die verticale, rechtwinkelig zu dieser stehende Ebene bedingt.

Es bedarf also nur einer besonderen Erörterung darüber, warum bei schiefer Zwangslage so häufig die Kernspindel sich in die Symmetrieebene stellt, während sie bei R. escul. ohne Zwangslage immer quer steht. Dies wird mit der in beiden Fällen verschiedenen Ursache der Schiefeinstellung zusammenhängen.

Bei R. escul. bildet sich die schiefe Einstellung nach Seite 295 mit dem Eindringen des Samenkörpers aus; und es liegt nahe, darin auch die Ursache zu erblicken; dies ist vorstellbar, indem wir einmal mit O. Hertwig, annehmen, dass das Protoplasma, der leichtere Theil, sich um diesen Körper sammelt, da es eine Strahlung um ihn bildet und zweitens, dass die Symmetrieebene der Einstellung normaler Weise zugleich die Copulationsebene beider Pronuclei wird (eine Vermuthung [s. S. 121] welche ich in diesem Jahre auf ihre thatsächliche Richtigkeit prüfen werde [s. Nr. 21]. Wenn nun die erste Kerntheilungsebene stets in der Copulationsrichtung gelegen wäre,

was den möglichst einfachen Fall der qualitativen Halbirung vorstellen würde, so würde sich die erste Kernspindel quer zur Symmetrieebene und die erste Furche in die Symmetrieebene stellen.

In Zwangslage dagegen findet gerade während des Eindringens des Samenkörpers eine durch die Schwerkraft erzwungene Strömung statt, welche diesen Körper erfasst und meiner Vorstellung nach je nach der Eintrittsstelle in diese Strömung verschieden umrichten wird. Hierbei müssen wieder zwei Prädilectionsrichtungen der Endeinstellung vorhanden sein; einmal in Richtung der aufsteigenden Strömung, wenn der Samenkörper in der Nähe dieser Axe in das Ei eingedrungen war. Wenn der Samenkörper nahe einer dieser Stellen eindrang, so wird er durch die Strömung der Mitte dieser noch mehr genähert werden und so entsteht für die Copulation, und unter obiger Annahme daher auch für die erste Theilung eine Prädilection entweder in Richtung [**52**] der Symmetrieebene oder quer zu derselben. Die relative Grösse dieser beiden Bezirke bedingt alsdann, welche erste Theilungsrichtung prävalirt. Eine ungefähre Anschauung von diesen Strömungen und von der Erfassung des Samenkörpers durch die aufsteigende Strömung habe ich durch einige Präparate gewonnen, welche College BORN mir freundlicher Weise demonstrirte. Wenn ich die Selbstständigkeit der hier gemachten Ausführungen nachträglich aufgeben wollte, so würde ich jedenfalls durch die Einsicht in die soeben erschienene ausführliche Abhandlung BORN's[1]) schon jetzt zu etwas bestimmteren Urtheilen gelangen können.

Wir dürfen aber nicht übersehen, dass auch schon die bei schiefer Zwangslage vorhandene, starke, bilateral symmetrische Anordnung des Dottermaterials schon für sich allein die Ebene der äqualen und inäqualen Theilung dieses Materiales bestimmen kann, und dass der Kern durch diese so bestimmt gegebene Tendenz in seiner Stellung zum Dottermateriale derartig beeinflusst werden kann, dass er derjenigen der oben erörterten Prädilectionseinstellungen „ganz“ zuge-

1) G. BORN. Biologische Untersuchungen. I. Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. micr. Anat. Bd. 24, 1885.

wendet wird, deren Richtung er am nächsten steht, und dass dadurch dann auch die Natur der nächsten Kerntheilung in Bezug auf äquale und inäquale Sonderung bestimmt werden kann [s. Nr. 21, S. 198 u. 204].

Das bei geringer schiefer Zwangslage des Eies manchmal seltene, manchmal (am Ende der Laichperiode?) häufigere Vorkommen einer in Mittelstellung zur Symmetrieebene der Eirinde und zur dazu rechtwinkeligen Richtung stehenden ersten Furche würde dann den Fall darstellen, wo von keiner Seite her ein solches Uebergewicht stark genug ist. Auffallend ist nur, dass in diesen Fällen gewöhnlich nachträglich so starke Umarbeitungen der Anordnung des braunen Rindenmateriales zu beobachten waren [s. S. 327], dass nach Vollendung der zweiten Furche schon eine der beiden Prädilectionsrichtungen nachträglich hergestellt war, [das heisst, dass die neue Anordnung des Rindenpigmentes symmetrisch zu einer der beiden ersten Furchen orientirt war. Nicht selten wurde diese Umordnung auch schon vor dem Beginn der zweiten Furchung vollkommen hergestellt] [1]). Es machte so den Eindruck, als ob die Kerntheilungsrichtung fester eingestellt sei, als das Dottermaterial, so dass letzteres sich mehr der ersteren anpasste.

In welcher Art die angenommene richtende Wechselwirkung zwischen Kern und Zellleib vorzustellen sei, ist zur Zeit nicht zu sagen, ob als der magnetischen [2]) vergleichbare

[[1]) Da hier die erste Furche schief zur Symmetrieebene der oberflächlichen Pigmentanordnung stand, so galt dasselbe natürlich auch für die Kernspindel dieser ersten Theilung und letztere war daher also nicht symmetrisch oder rechtwinkelig zu ersterer eingestellt. Ueber die Ursache dieses Verhaltens können wir vielleicht durch Microtomirung solcher Eier einigen Aufschluss gewinnen, indem wir die Anordnung der „inneren“ Dottersubstanzen studiren, und sehen, ob zu dieser Anordnung die erste Furche symmetrisch oder rechtwinkelig steht.]

[[2]) Dieser Vergleich mit magnetischer Wirkung wurde später von O. Hertwig aufgenommen und verwendet (s. Die Zelle und die Gewebe, 1892, S. 175), ohne dass jedoch von ihm versucht wurde, die Richtigkeit zu beweisen, was allerdings auch überaus schwierig wäre und den Besitz genauester, eigens dafür gemachter Apparate voraussetzt, da die Fehlerquellen sehr grosse sind.

Genauer äusserte sich jüngst H. E. Ziegler (Ueber Furchung unter Pressung, Verhandl. d. anat. Ges. z. Strassburg, 1894, S. 140 Anm.) indem er sagt: Bei der Zelltheilung stellt sich die Kernspindel so, dass die von dem Protoplasma auf den

Fernwirkung, ob vermittelt durch Diffusionsströmungen etc.; [53] nur secundäre oder untergeordnete Bedeutung aber möchte ich dabei in normalen Verhältnissen grob mechanischen Wirkungen zuerkennen. (s. Nr. 31, S. 276 Anm.) Ausserdem braucht die Wirkung vom Zellleib auf die Kernspindel keine directe zu sein; sondern es könnten sich vielleicht unter Umständen zuerst im Zellleib Sonderungscentren bilden, zwischen welche sich dann erst secundär durch Beeinflussung die Kernspindel einstellt.

Nach der ersten Theilung ist die „indifferente Kugelgestalt“ für die weiterhin sich theilenden Zellen verloren und die „differente Zellgestalt“ kann nun, indem sie mit bestimmter Anordnung der differenten Materialien des Zellleibes verbunden ist, als wesentlicher Factor die Zelltheilungsrichtung beeinflussen. In welcher Weise dies sich geltend macht, hoffe ich an den oben erwähnten kegel-, linsen- und pyramidenförmig deformirten Eiern ermitteln zu können.

3. Ableitung der „normalen“ ontogenetischen Gestaltungen.

Indem schon bei der zweiten Theilung bestimmt qualificirtes Kernmaterial sich mehr dem weissen Pole, das andere mehr dem schwarzen Pole zuwendet, sofern durch schiefe Einstellung des Eies zu einer solchen Verschiedenheit Gelegenheit gegeben ist, ist es verständlich, dass bei dieser schiefen Einstellung immer dieselbe (dorsale [richtiger cephale]) Seite des Embryo sich dem höher stehenden weissen Theile des Eies zugewendet zeigt. Indem nun weiterhin nach unseren Principien qualitativ ungleiche Kern- und Zelltheilungen vor sich gehen und sich, ihren Qualitäten entsprechend, gegen einander richten, muss allmählich ein aus typisch geordneten Qualitäten bestehendes Gebilde hervorgehen, welches seine einfache Form verliert, sobald diese ungleichen Theile beginnen, formal: wachsend, schwindend oder blos sich umformend

Pol der Spindel ausgeübte Anziehungskraft jederseits gleich ist. Doch bleibt hier zweifelhaft, was für Anziehungskraft der Autor meint (s. o. S. 305 Anm.). Vielleicht meint Z. gleich mir (Nr. 31, S. 276 Anm.) statt „Anziehung“ blos „Ziehung“ der Protoplasmafäden.

oder umlagernd, ihre Ungleichheit zu bethätigen. Dieses **Princip der „Gestaltung“ aus „ungleichen Qualitäten“ durch „Bethätigung“ der Ungleichheiten** ist in der Einleitung zur Entwickelungsmechanik ausführlicher erörtert worden (s. S. 9).

Nächste Ursache der Gastrulation.

Die erste evidente Wachsthumsthätigkeit ist die Bildung der dorsalen Urmundslippe. Der beim Frosche normaler Weise als zweite stattfindenden Theilung wird es vorzugsweise zu verdanken sein, dass diese Lippe und damit auch das Medullarrohr sich bei schiefer Stellung der Eiaxe stets „auf Seite des höchsten Saumes des Weissen“ anlegt (s. Nr. 29, S. 608). Mit dieser Auffassung von der Ursache der Gastrulation trete ich [**54**] in einen gewissen Gegensatz zu der Auffassung meines Collegen Born, da derselbe annimmt[1]), dass die Einstülpung an der höchsten Stelle deshalb beginne, weil hier die sich ausbreitende obere Kugelschale zuerst einen Ausbreitungswiderstand an der träger sich theilenden dickeren unteren Hälfte finde[2]). Während ich der Ansicht bin, dass hierher besonders qualificirtes Material durch die zweite und spätere Theilungen gebracht worden ist, welches zufolge dieser Qualitäten sowohl am frühesten zu wachsen, wie auch das Medullarrohr mit seinen specifischen, histologischen und chemischen Qualitäten zu bilden vermag[3]). [Bezüglich abnormer Verhältnisse siehe Nr. 28 S. 657 u. 661].

1) G. Born, über den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1884, Separatabdruck S. 11.

2) Born's Auffassung könnte aber von Bedeutung werden in den von mir bei Zwangslage und bei Pressung der Eier zwischen Platten wiederholt beobachteten Fällen, wo die erste Anlagestelle des Urmundes nicht der Medianebene entspricht (s. Nr. 31, S. 266. Anm.), indem hier vielleicht die Anlage an der von Born bezeichneten Stelle beginnt.

[3) Es giebt Autoren, welche glauben, die Invaginationsgastrula entstünde durch den Luftdruck, indem die Oberflächenschicht mehr wachse als dem Inhalt entspricht. Wenn dies geschähe, müsste die Einstülpung an der dünnsten, am wenigsten festen Stelle erfolgen; dies wäre beim Froschei am Dach der Blastula. Solches habe ich einige Mal gesehen; es fehlte die Blastulahöhle als solche und ihr Inhalt ganz; das Dach lag dicht auf dem platten Boden der daher blos durch einen capillaren Spaltraum dargestellten Höhle, und nur ringsum am Rande war der dickere Grundtheil des Daches aufrecht stehen geblieben. Diese Missbildung ist aber nicht der Gastrulation vergleichbar. Eine auf diese Weise bedingte mecha-

4. Ursache der Entwickelung der Eier bei schiefer Zwangslage.

Pflüger's Befund, dass er durch beliebig gegebene Zwangslage des Eies das Medullarrohr vermittelst der Schwere an jeder beliebigen Stelle des Eies, richtiger der „Oberfläche“ desselben hervorbringen konnte, bedeutet bei der fast flüssigen Beschaffenheit und dem von mir nachgewiesenen ungleichen specifischen Gewichte der Theile des Eiinhaltes, welche in Folge dessen eben durch die Schwere umgeordnet werden, nur, dass die Bildung des Medullarrohres von der Beschaffenheit der oberflächlich sichtbaren, durch den äusseren Zwang in ihrer Lage erhaltenen „Eirinde“ unabhängig verlaufen kann; nicht aber darf man schliessen, dass die Schwere direct differenzirende, „meridionalpolarisirende“ Wirkungen, wie Pflüger annimmt, ausübe; sondern man darf ihr blos eine „einstellende Wirkung“ auf die ungleich schweren Theile zuerkennen, wie dies bereits in meiner ersten Arbeit 1883 (s. S. 113, 120 und weiterhin S. 262) geschehen ist. In Beitrag 1 zur Entwickelungsmechanik habe ich Defect-Versuche mitgetheilt, s. S. 180, welche auf andere Weise zu noch viel weiter gehenden Folgerungen über eine gewisse Unabhängigkeit der Entwickelung von der Lage der Dottertheile Veranlassung geben, und welche bereits ein Jahr, bevor Pflüger in dieser Richtung zu experimentiren anfing, angestellt worden sind.

Breslau, Mitte März 1885.

nische Einstülpung würde aber auch nicht unterhalb des Aequators entstehen können, da hier die Wandung noch viel dicker ist, als am Dachgrunde.

Die normale erste Anlage des Urmundes erfolgt unter Production ganz besonderer localer Structur, nämlich unter Bildung von einigen in der Oberfläche liegenden, die erste Anlage der dorsalen Urmundslippe darstellenden parallelen Cylinderzellen und unter radiärer Umgestaltung resp. Umordnung der nach abwärts davon gelegenen Dotterzellen zur Begrenzung eines kleinen wagrechten Spaltes.

Daraus, dass ich die sogenannte Invaginationsgastrula von typisch localisirtem ungleichen Wachsthum der Wandungstheile der Blastula ableite, folgt jedoch nicht, dass nicht durch physikalische Momente, wie stärkere oder schwächere Concentration des umgebenden Mediums die Bildung derselben wesentlich alterirt werden kann, wie dies Curt Herbst und Jaques Loeb gelungen ist.]

Nr. **21.**

Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo.

Nr. IV. Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes[1]).

1887.

Mit Tafel V.

Archiv für microscop. Anatomie. Bd. 29. Februar 1887.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	345
Mögliche Fehler der früheren Versuche	353
I. Neue Versuche mit künstlicher localisirter Befruchtung bei normaler Einstellung der Eier	354
Ihre Ergebnisse: Coincidenz des ersten Furchungsmeridianes und des Eintrittsmeridianes des Samenkörpers am Ei	356
Nachweis desselben Gesetzes an nicht künstlich localisirten befruchteten Eiern	358
Methoden der „künstlichen" localisirten Befruchtung	359
II. Bedeutung der Coincidenz des ersten Furchungsmeridianes und des Eintrittsmeridianes des Samenkörpers	363

1) Der Inhalt der die normalen Verhältnisse betreffenden Theile, Capitel I und II, wurde in der anatomischen Section der Naturforscherversammlung zu Berlin, am 23. Sept. 1886 vorgetragen.

Seite
A. Nächste Ursachen der Coincidenz 364
a) Wirkung der Durchbrechungsstelle der Eirinde . . . 364
b) Wirkung der intraovalen Bahn des Samenkörpers . . . 365
c) Wirkung der Copulationsrichtung der Geschlechtskerne . 365
Mechanismus der Copulation 367
1. Penetrationsbahn 371
Kernschicht des Eies 373
2. Copulationsbahn 376
Nächste Ursache der normalen Coincidenz des Sameneintrittsmeridians mit dem Verlaufs- und Copulationsmeridian . . . 381
Bestimmung der ersten Theilungsebene des Eies durch die Copulationslinie der Vorkerne 383
a) Erste Theilung des Furchungskernes 384
Kerntheilungsmechanismus: 384
„Sonderungsrichtung“ und Theilungsrichtung 385
b) Erste Theilung des Dotters 388
c) Ursache der Coincidenz der Kern- und der Dottertheilungsflächen . 389
B. Functionelle Bedeutung der Coincidenz 390
a) für die Theilung des Furchungskernes 390
b) für die Theilung des Dotters 394
III. Beziehungen zwischen der Copulationsrichtung und der Richtung der ersten Furche, sowie der Medianebene des Embryo bei „Zwangslage“ . 396
Ergebnisse localisirter Befruchtung bei Zwangslage 399
Alterationen des Copulationsmechanismus bei Zwangslage 404
IV. Concurrenz der Wirkung der Befruchtungsseite und der künstlichen Senkung des braunen Dotters auf die Bestimmung der caudalen Seite des Embryo . 407
Ursache der Bestimmung der caudalen Seite des Embryo im Ei . . 409
Ergebnisse . 412

[157] Aus früher dargelegten Gründen habe ich die speciellen entwickelungs-mechanischen Untersuchungen des Embryo mit der Ermittelung der Ursachen der allgemeinsten Gestaltungen des Wirbelthierkörpers begonnen, indem ich die Richtungsursachen der Hauptdimensionen desselben zu erforschen mich bestrebte [s. S. 96].

Da die Entwickelung des Wirbelthieres aus dem Ei eine Folge von Vorgängen darstellt, in welchen erst relativ spät die Richtungen des Embryo durch die Anlage der speciellen Organe erkennbar wer-

den, so musste, um mit Aussicht auf Erfolg nach den Ursachen suchen zu können, zunächst diejenige Phase der Entwickelung ermittelt werden, in der die wirkliche Bestimmung dieser Richtungen sich vollzieht. Meine Untersuchungen beziehen sich zunächst blos auf die Entwickelung des Froschembryo.

Schon von Baer war festgestellt worden, dass in der Zu- [**158**] sammensetzung des unbefruchteten Froscheies aus einem pigmentirten, unter natürlichen Befruchtungsverhältnissen des Eies nach oben sich einstellenden Pole (s. Hemisphäre) und einem weissen, nach unten gewendeten Pole eine Richtung des künftigen Embryo normirt ist, und zwar angeblich derart, dass die Verbindungslinie der Mittelpuncte dieser beiden Pole, die sogenannte „Eiaxe“, in ihrer Richtung vom dunklen zum hellen Theile die dorsiventrale Richtung des Embryo kennzeichnet.

Diese letztere Angabe ist indessen nicht richtig, sondern die Eiaxe entspricht in der Richtung vom schwarzen zum weissen Pole entweder einer cephalocaudalen, oder, umgekehrt als Baer annahm, einer ventridorsalen Richtung des Embryo. Ersteres, sofern man berücksichtigt, dass die Lage des „sichtbaren“ Embryo unter partiellen aber grossen, während der Gastrulation vor sich gehenden, Materialumlagerungen [1]) hervorgebracht wird, und wenn man dabei die ursprünglichen Materiallagerungen als Norm für die Bezeichnung der Lagerungsbezeichnung des künftigen Embryo auf das unbefruchtete Ei annimmt, was entwickelungsmechanisch natürlich das einzige Richtige ist.

Vernachlässigt man dagegen diese Materialverschiebungen, so wird man aus der Thatsache, dass bei der **„natürlichen“** Einstellung des Eies mit dem weissen Pole nach unten, aber bei Fixation, welche jede spätere Umdrehung des Eies in toto

[[1]) Diese Materialumlagerungen sind aber in der hier vorliegenden Abhandlung auf Grund der Angaben O. Hertwig's, als in cephalocaudaler Richtung erfolgend, angenommen worden. Da sich diese Angaben bei meinen weiteren, in Nr. 23 mitgetheilten Versuchen nicht als richtig erwiesen, so ist die hier gegebene Bezeichnung der Lage des virtuellen Embryo auch entsprechend unrichtig. Die von mir auf eigene Beobachtungen gegründete Bezeichnung der Lage des reellen Embryo ist dagegen richtig, weshalb ich sie jetzt im Druck besonders hervorgehoben habe.]

verhindert[1]) das Medullarrohr in ganzer Länge auf der ursprünglich weissen Unterseite des Eies gebildet

[1]) Ich hatte angenommen, PFLÜGER habe schon diesen einfachsten, das Ei am wenigsten in abnormale Verhältnisse bringenden Versuch gemacht und hatte ihn daher nicht weiter geschildert. PFLÜGER hat jedoch, wie ich später fand, blos an von Anfang an in abnorme Stellung gebrachten und durch Zwangslage darin erhaltenen Eiern beobachtet, dass das Rückenmark auf der Unterseite des Eies liegt (Abhandlung II, S. 60) und daraus (NB. unzutreffend) geschlossen, dass es aus der Substanz der weissen Hemisphäre entstehe (Abh. II, S. 47).

Da PFLÜGER's Eier also vom Beginne der Entwickelung an in sehr abnormen Verhältnissen sich befanden, so ist der von SCHULTZE erhobene Einwand (s. Nr. 23, S. 701 Anm.), dass diese abnormen Verhältnisse auch abnorme Entwickelungsweise, abnorme Lage des reellen Embryo zum Eie hervorgebracht hätten, nicht ohne Weiteres als unberechtigt zu bezeichnen.

Dieser Einwand trifft aber nicht zu bei dem hier von mir erwähnten Versuche, bei welchem die Eiaxe von Anfang an in normaler Stellung sich befand und erst die beim Beginne der Gastrulation eintretende Drehung des Eies verhindert wurde, da hier der Zwang erst zu wirken anfing, nachdem das Ei klein gefurcht, also unter normalen Verhältnissen in sehr viele Zellen zerlegt worden war.

Dieser Versuch wird am einfachsten so angestellt, dass man einen Haufen Eier wie gewöhnlich in reichliche Samenflüssigkeit wirft und erst nach mehreren, 3 bis 6 Stunden, also lange nachdem die Eier sich selber normal eingestellt haben, die Flüssigkeit abgiesst (damit die Hüllen für unseren weiteren Zweck nicht zu sehr quellen). Darauf lässt man die Schalen so lange (mehrere Stunden) offen stehen, bis die Hüllen genügend eingetrocknet sind, um die späteren Drehungen der Eier zu verhindern. Den nöthigen Grad dieses Eintrocknens kann man nur durch eigene Erfahrung an Eiern in Probeschalen ermitteln, die man umdreht und sieht, ob die stets mit ihren Hüllen am Boden fest angesaugten Eier sich noch innerhalb dieser Hüllen drehen.

Zuerst wandte ich eine umständlichere und schon von Anfang an leicht mit etwas (wenn auch für das Resultat de facto unerheblichem) Zwang verbundene, gelegentlich eines kritischen Referates (biolog. Centralbl. 1888. S. 408) mitgetheilte Methode an, die ich nebst der Schilderung des Verlaufes des Versuches hier gleichfalls folgen lassen will: „Ich setzte die einzelnen Froscheier (von *Rana fusca* und *R. esculenta*) mit der Lanzette in normaler Weise, d. h. mit der Mitte der weissen Hemisphäre gegen den ebenen Boden der Glasschale auf, befruchtete sie mit so wenig Samenflüssigkeit, dass die Eier durch ungenügende Quellung ihrer Gallerthülle der Möglichkeit beraubt waren, sich innerhalb dieser Hülle zu drehen. Wahrscheinlich nimmt die Gallerthülle bei dem Mangel äusserer Flüssigkeit das während der Befruchtung vom Ei ausgeschiedene Perivitellin auf und presst daher, wie im unbefruchteten Zustande, die Oberfläche des Eies, so dass es sich nicht in derselben drehen kann. Die Gallerthülle ist ihrerseits bei diesem Versuche fest mit dem Boden der Glasschale verklebt; und man kann sich nach Ablauf der ersten 5 Furchungen, ohne den Versuch zu stören, durch Umdrehen oder sonstige Stellungsänderung der Schale jederzeit überzeugen, dass das Ei auch im Laufe von einigen Stunden seine Stellung zu dem Boden des Gefässes nicht zu verändern vermag, dass es also an jeder Drehung innerhalb der Hülle verhindert ist.“

„An diesen Eiern kann man dann, je nach der Temperatur des Raumes, nach

wird, folgern, dass **die Axe des Froscheies in der Richtung von oben nach unten der ventridorsalen Richtung des Embryo entspricht.**

ein bis zwei Tagen, beobachten, dass der Urmund, wie auch sonst, dicht unterhalb des Eiäquators angelegt wird, indem ein zuerst ganz schmaler, dann breiterer, hyperbolisch gestalteter uud weiterhin hufeisenförmiger, schwarzer Saum entsteht; ferner, dass dieser schwarze Saum mehr und mehr nach unten auf die weisse Hemisphäre übergreift, dann durch Vereinigung der seitlichen Enden seiner Schenkel zu einem Anfangs weiten schwarzen Ringe sich zusammenschliesst, welcher mehr auf der der Anlagestelle des Urmundes entgegengesetzten Hälfte der Unterseite des Eies sich befindet und innerhalb dessen der noch nicht „bedeckte“ Rest der weissen Hemisphäre (der Dotterpfropf) sichtbar ist. Dieser Ring verengt sich mehr und mehr von der Seite der ersten Urmundsanlage her, so dass schliesslich blos ein kleines Loch übrig bleibt, welches der Stelle der ersten Urmundsanlage fast entgegengesetzt situirt ist. Das von Pflüger gebrauchte und von anderen Autoren citirte Bild, dass der Urmund durch die weisse Unterseite des Eies „wie ein Schiff durch das Wasser“ geht, ist daher kein glückliches und hat wohl mit Veranlassung zu einer missverständlichen Auffassung gegeben.“

„In dieser so gebildeten, an ihrer Aussenfläche schwarzen „Dorsalplatte“, welche gegen den Boden des Gefässes gewendet ist und auf dem Durchschnitt sich zunächst nur als aus einer äussern und einer innern Schicht gebildet erweist, entstehen dann die beiden Medullarwülste in ihrer ganzen Länge und sind stets so orientirt, dass der quere Gehirnwulst etwa der Stelle der „ersten“ Anlage des Urmundsaumes entspricht, während das hintere Ende der Medullarwülste neben der Stelle des letzten Restes des Urmundes gelegen ist.“

„Ich schloss aus diesem Befund, dass das Material des Medullarrohres, sowie überhaupt der dorsalen Hälfte des Embryo über die weisse Unterseite des Eies von oben herabgeschoben wird und dass dabei der Urmund in cephalocaudaler Richtung verlagert und von den beiden Seiten her verengt wird.“

„Bei dieser Versuchsanordnung, verbunden mit sorgfältiger, oft wiederholter, auch nächtlicher Beobachtung ist eine Täuschung nicht möglich; und durch zu starke Quellung der Gallerthülle bedingte Drehungen des ganzen Eies können dem aufmerksamen und mit dem Cyklus der Erscheinungen schon vertrauten Beobachter nicht entgehen.“

„Vielleicht aber kann es der Ueberlegung bedürfen, zu verstehen, warum das Ei in seiner Hülle nicht „drehbar“ ist, gleichwohl aber die geschilderten Materialumlagerungen an seiner Oberfläche vollziehen kann. Die Erklärung ist indess nicht schwer. Bei einer Drehung des Eies müssen alle Puncte der Oberfläche des Eies, mit Ausnahme der beiden Axenpuncte der Drehung, sich zugleich und in der gleichen Richtung gegen die anliegende Innenfläche der Gallerthülle verschieben; und dazu sind eben, wie die Probe zeigt, bei genügender Verhinderung der Quellung die Widerstände zu gross. Bei dem Herabwachsen des Materials der Dorsalplatte dagegen findet immer blos an einem Theil der Oberfläche Materialverschiebung statt, indem zugleich die im Wege liegenden Dotterzellen (activ oder passiv?) den Platz räumen, um nach oben zu treten und die Furchungshöhle entsprechend zu verengen.“

„Hat man aber ein wenig zu viel Wasser zugesetzt, so sieht man während der zweiten Hälfte der Gastrulation das Ei sich mit dem Urmund nach der Seite der

Erstere Bezeichnung drückt also die Lagerung des „virtuellen", letztere Bezeichnung die Lage des „reellen" Embryo zur Axe des „unbefruchteten" Eies aus. Obgleich nun die erstere Bezeichnungsweise, entwickelungs-mechanisch gesprochen, die richtigere wäre und ich dieselbe aus diesem Grunde bereits eingeführt habe (Nr. 18 und 20), so sehe ich mich doch in Folge der zur Zeit noch herrschenden, an die äusseren Formen anknüpfenden Vorstellungsweise veranlasst, in Zukunft, wenn nicht [**159**] ausdrücklich anders bemerkt ist, wenigstens eine „Mittelbezeichnung" zu gebrauchen, wonach die Axe des unbefruchteten Froscheies in ihrer Richtung vom „schwarzen zum weissen Pol" einer Richtung des Embryo vom „ventricephalen zum dorsicaudalen" Theile entspricht[1]).

Aus den früher von mir beobachteten und mitgetheilten Variationen (s. S. 257) in der Einstellung der Axe des „befruchteten" Eies geht bei der stets senkrechten Stellung der Furchungsaxe hervor, dass die Stellung des Embryo zur Axe des „unbefruchteten" Eies überhaupt eine etwas variable ist. Eine festere, wenn auch vielleicht durch Erhaltung des Eies *„in künstlicher Schiefstellung noch ein wenig zu variirende" Beziehung* besteht *zwischen der Lage des Embryo und der „Furchungsaxe"* des Eies, welche letztere, wie ich gezeigt habe, bei Rana esculenta erst während der Befruchtung in ihrer Lage zur Eiaxe kenntlich wird.

„Eine" Richtung des Embryo ist also schon annähernd

ersten Urmundsanlage drehen und so den bereits gebildeten Theil der Dorsalplatte des Embryo successive nach oben bringen. Es ist also im Eie eine Tendenz zu einer Drehung vorhanden, aber nicht derart, dass es sich mit der Oberseite nach unten dreht, wie O. SCHULTZE zur Entwerthung meines Versuches annimmt, sondern im Gegentheil zu einer Drehung, welche die unten angelegten Theile nach oben wendet und so die umgekehrte Täuschung hervorbringt: diejenige Täuschung, auf der die Angaben sämmtlicher früheren Autoren beruhen. Diese Drehung hat schon PFLÜGER bei *Bombinatur igneus* beobachtet; doch scheint sie nach seinen Angaben hier erst nach dem Ende der Gastrulation vor sich zu gehen."]

[1]) Diese „Compromissbezeichnung" wäre besser unterblieben, da sie die bereits bezüglich des „reellen" Embryo von mir gewonnene richtige Vorstellung nur erschwert. Sie wurde daher später auch wieder ausser Gebrauch gelassen. Ich glaubte aber, sie beim Wiederabdruck dieser Abhandlung nicht entfernen zu dürfen.]

durch die Gestaltung des unbefruchteten Eies gegeben, und zugleich ist auch schon über die Qualität der beiden Seiten dieser Richtung entschieden.

Danach fehlt zur vollkommenen Bestimmung der Lage des Embryo im Ei blos noch eine weitere Richtungsbestimmung und die Entscheidung über die Qualität zweier Puncte dieser Richtung. Durch die Ei- resp. Furchungsaxe lassen sich in unendlich vielen Richtungen Meridianebenen legen.

Es war nun die Frage, in welche dieser unendlich vielen Richtungen die Medianebene des Embryo zu liegen kommt, und welche von beiden Hälften dieser Medianebene zur ventricaudalen, resp. dorsicephalen Seite des Embryo wird; ferner wann und wodurch diese Bestimmungen getroffen werden[1]).

[Wie früher (S. 300) bemerkt, könnte gerade diese erste Richtung als die Anfangsrichtung in ihrer eigenen Bestimmung am meisten variabel und von zufälligen Nebenumständen abhängig sein.] Daselbst habe ich Versuche mitgetheilt, aus welchen bezüglich des Zeitlichen dieser Bestimmungen hervorgeht, dass gleichfalls erst während der Befruchtung das Ei der Rana esculenta diejenige Schiefstellung der Eiaxe annimmt, d. h. diejenige innere Anordnung der ungleich schweren Eitheile ausbildet, mit welcher über die künftige Richtung der Medianebene des Embryo und über die Qualität ihrer Theile die Entscheidung getroffen ist, indem stets diejenige Seite des Eies, wo die weisse Hemisphäre am höchsten heraufreicht und gewöhnlich schon von oben sichtbar ist, zur dorsicephalen, die entgegengesetzte zur ventricaudalen Seite des Embryo wird. Die erste Furchungsebene theilt diese obere Ansicht des Eies von [**160**] Rana esculenta symmetrisch und stellt zugleich die Medianebene des Embryo selber dar[2])[3]). Das Letztere gilt in gleicher Weise

[[1]) Versuche über die Wirkung des electrischen Stromes auf die Richtung der ersten Furchung, sowie auf die Besamungs- und Copulationsrichtung siehe Nr. 25. S. 37, 52 und 63.]

[2]) Dem erneuten Widerspruche Rauber's (Zool. Anzeiger 1886. S. 158) gegen diese von mir und gleich darauf von Pflüger festgestellte Thatsache kommt eine sachliche Bedeutung nicht zu. Ich habe die Fehlerquellen der Versuche dieses Autors

auch für Rana fusca, wo indess die Eiaxe sich gewöhnlich senkrecht einstellt und daher nicht durch eine Höherstellung der weissen Hemisphäre auf einer Seite verräth, ob zur Zeit der ersten Furche bereits die Entscheidung über die dorsicephale und ventricaudale Seite getroffen ist. Gleichwohl glaubte ich, die Erfahrung an Rana esculenta auch auf diese Species übertragen zu dürfen, da ich wenigstens feststellen konnte, dass auch die Eier der Rana fusca ihre definitive Einstellung erst während der Befruchtung gewinnen. Die weiteren Ausführungen werden zeigen, dass diese Annahme berechtigt war.

Damit war die Zeit dieser zweiten Bestimmung der Medianebene auf die Befruchtungsperiode oder auf das unbefruchtete Ei beschränkt. Nunmehr erschien es möglich, die Entscheidung über diese Alternative zugleich mit der Ermittelung der speciellen Ursache zu gewinnen. Wenn die Bestimmung erst während der Befruchtung getroffen wird, so lag die Vermuthung nahe, dass die Bestimmung auch an den Vorgang der Befruchtung selber geknüpft sei. Da die Copulation der beiden Kerne der wesentlichste bis jetzt erkannte morphologische Vorgang der Befruchtung ist und sich schliesslich wenigstens in einer bestimmten Richtung vollziehen muss; und da ferner die erste Theilung mit der Theilung des durch diese Copulation entstandenen Furchungskernes beginnt, so schien mir die Vermuthung

bereits früher genügend angegeben (S. 329), und aus den weiteren Ausführungen dieser Abhandlung ist zu ersehen, dass ich im Stande bin, seine Resultate nach Belieben zu erzeugen. Rauber hat entweder die Technik, Eier ganz zwanglos aufzusetzen, noch nicht erlernt, oder, trotz meiner Warnung, pathologische Eier vom Ende der Laichperiode zur beabsichtigten Feststellung des normalen Verhaltens verwendet.

[3) Da beim Vorhandensein einer sogenannten Brechungsfurche (s. Nr. 28, S. 667), welche stets erst bei der Bildung der zweiten Furche aus der ersten Furche hervorgeht, der mittlere Theil derselben am weitesten von der ursprünglichen Richtung der ersten Furche abweicht, so ist es nach der Erkenntniss der wichtigen Bedeutung dieser ersten Furche ein directer Fehler, wenn die gegenwärtigen Autoren, noch dem Beispiel Coste's folgend, in ihren Abbildungen die Eier so situiren, dass das Mittelstück der Brechungsfurche mit der alleinigen ersten Furche einer anderen Abbildung die gleiche Richtung erhält (so z. B. in O. Hertwig's Lehrb. d. Entwickelungsgesch. 4. Aufl. 1893. S. 65). Der geringste Fehler wird gemacht, wenn man die gebrochene erste Furche mit der geraden Verbindungslinie ihrer beiden Enden zu der noch allein vorhandenen ersten Furche parallel stellt.]

der Prüfung werth, dass die Copulationsrichtung selber das Moment für die Bestimmung der ersten Theilungsrichtung und damit der Richtung der Medianebene des Embryo sei [s. S. 121]. In diesem Falle erschien es auch möglich, dass diese wichtige Bestimmung bei allen durch Befruchtung erzeugten, bilateral-symmetrischen Wesen [**161**] durch dieselbe Ursache getroffen werde. Die Entscheidung über die also motivirte Frage suchte ich durch künstliche localisirte Befruchtung der Froscheier, d. h. durch Befruchtung jedes Eies von einem beliebig von mir gewählten Meridian aus zu gewinnen[1]) und Seite 301 habe ich bereits das erste vorläufige Ergebniss in einer Anmerkung mitgetheilt: „Die erste Furche und mit ihr die Medianebene des Embryo ging bei senkrecht stehender Eiaxe (von Rana fusca) in 50 von 66 Fällen durch die von mir gewählte Eintrittsstelle des Samens in das Ei, und die Seite dieser Eintrittsstelle wurde in 10 von 11 Fällen zu immer derselben, nämlich ventralen [richtiger caudalen (s. S. 346 Anm.)] Seite des Embryo".

Die genauere Bedeutung dieses Ergebnisses ist folgende. Der Raum, den ich bei dem immerhin groben Vorgange der localisirten Befruchtung des Eies als Eintrittsstelle des Samens ansehen musste, umfasste etwa 20—30° der Eiperipherie; und in diesem kleinen, von mir frei gewählten Bezirk lag also bei 75% der Eier die eine Seite der ersten Furche, während diese Furche nur bei 25% der Eier in die Strecke der übrigen 150° der halben Peripherie zu liegen kam. Dieses günstige Verhältniss wird noch dadurch gesteigert, dass in 10 von 11 Fällen, also in 90%, diese Stelle zugleich eine bestimmte Qualität in Bezug auf den künftigen Embryo besass, so dass, wenn man dies Verhalten auf die ganzen 66 Eier ausdehnt, die 75% Treffer auf die 30° der Befruchtungsstelle gegenüber zu stellen sind den 25% Abweichungen auf die übrigen 330° der ganzen Eiperipherie.

Trotz dieser günstigen Zahlen glaubte ich doch das Resultat

[1]) Da das Froschei normaler Weise blos von einem einzigen Samenthier befruchtet wird, so ist seine normale Befruchtung immer eine localisirte, das heisst auf eine einzige Stelle des betreffenden Eies beschränkte. Bei der künstlichen localisirten Befruchtung aber wird diese Stelle von uns bestimmt.]

noch nicht als vollkommen gesichert ansehen zu dürfen, und zwar auf Grund eines Einwandes, den ich mir zu machen für nöthig hielt.

Die 66 Eier, welche sich entwickelten, repräsentirten nämlich blos etwa den sechsten Theil aller derjenigen Eier, welche ich localisirt zu befruchten versucht hatte. Fünf Sechstel der Eier hatten sich nicht entwickelt. Es war daher die Annahme nicht von der Hand zu weisen, dass nur diejenigen Eier sich entwickelt hätten, in denen ich bei der localisirten Befruchtung zufällig in die Gegend der eventuellen präformirten Sameneintrittsstelle gekommen war; und dies war um so eher möglich, als ich bei diesen Versuchen mich stets zugleich bestrebt hatte, eventuell an andere Stellen gekommenen Samen durch Berührung mit einer geeigneten Flüssigkeit seiner Befruchtungsfähigkeit zu berauben. Denn wenn [**162**] auch am Froschei keine besonders gestaltete Microphyle wahrnehmbar ist, und wenn auch van Bambeke und Born den Samenkörper bei verschiedenen Eiern in sehr verschiedener Höhe zwischen der Mitte der schwarzen Hemisphäre und dem äquatorialen Rande derselben eingedrungen fanden, so folgt daraus doch noch nicht, dass nicht für jedes Ei eine besondere Eintrittsstelle vorgebildet sei. Da diese Autoren nicht anzugeben in der Lage waren, aus welchem Grunde der Samenkörper in verschiedener Höhe eingedrungen war, so könnte man diese Thatsache gerade in dem Sinne des Bestehens einer bestimmten Eintrittsstelle verwerthen. Ist aber jedes Ei mit einer bestimmten Eintrittsstelle versehen und geht die erste Furche stets durch diese Stelle, so vermögen wir nicht zu beurtheilen, ob dieses letztere Verhältniss durch die Copulationsrichtung oder nicht durch eine unsichtbare Anordnung verschieden beschaffener aber gleich aussehender Eitheile schon vor der Befruchtung bedingt ist.

Auch die oben (S. 295) angeführte Beobachtung, dass bei Rana esculenta erst während der Befruchtung die bleibende und für die Lage der Furchungsaxe sowie des Embryo zur Eiaxe bestimmende „Einstellung“ des Eies hergestellt wird, giebt noch keine Sicherheit dafür, dass auch die „Bestimmung“ derselben erst während der Befruchtung und durch dieselbe getroffen

wird; denn diese Einstellung könnte schon am unbefruchteten Ei „virtuell“ normirt sein und durch den Befruchtungsvorgang nur erst reell geworden sein; eine Art des Verhaltens, für welche die gleichfalls schon erwähnte Thatsache angeführt werden kann, dass schwimmende unbefruchtete Eier der Rana fusca sich alle in sehr verschiedener Weise schief einstellen, während der Befruchtung aber die senkrechte Einstellung annehmen, das heisst ihre ungleich schweren Dottertheile derart umordnen, dass der Schwerpunct unter die Mitte der schwarzen Hemisphäre verlegt wird, also eine typische Beziehung zu einer schon am unbefruchteten Ei gegebenen Gestaltung gewinnt (s. S. 296).

Um also jeden Einwand gegen eine latente bilaterale Construction des Froscheies zu beseitigen, mussten so günstige Versuchsresultate mit der localisirten Befruchtung gewonnen werden, dass von einer stattgehabten „Auslese“ keine Rede mehr sein kann.

I. Neue Versuche mit künstlich localisirter Befruchtung bei „normaler“ Stellung der Eier.

In diesem Frühjahr (1886) ist es mir nun gelungen, die Methode der localisirten Befruchtung in dem Maasse zu vervollkommnen, dass sich von je 12 Eiern einer Versuchsreihe mindestens 9, [**163**] manchmal 10 oder 11 entwickelten, so dass also die Wahrscheinlichkeit eines zufälligen Treffens der eventuellen präformirten Eintrittsstelle nicht mehr existirt. Dabei war die Zahl der Treffer unter diesen sich entwickelnden Eiern zum Theil dieselbe, zum Theil eine noch höhere, als im vorigen Jahre, indem einige Male von 11 Eiern bei 10 die erste Furche durch die frei von mir gewählte Sameneintrittsstelle hindurchging.

Zugleich gelang es mir in diesem Jahr auch zum ersten Mal, die künstliche localisirte Befruchtung bei „Rana esculenta“ mit Erfolg auszuführen und dabei zu beobachten, dass die dieser Species eigene typische Schiefstellung der Eiaxe, d. h. die 20—30° betragende Senkung der schwarzen Hemisphäre stets nach

der Seite der Sameneintrittsstelle hin erfolgte[1]). Da die Seite dieser Senkung stets zur ventricaudalen [richtiger

[1]) Weiterhin fand ich (Biolog. Centralblatt 1888, Bd. VIII, S. 405), „dass bei Rana fusca kurze Zeit vor der Furchung auf der der „Befruchtungsseite“ gegenüberliegenden Seite der schwarzen Hemisphäre eine Pigmentwanderung vor sich geht, welche daselbst eine Aufhellung in Form eines halbmondförmigen hellgrauen Saumes hervorbringt. Da dieser helle Saum unmittelbar an die senkrecht nach unten gerichtete, weisse Hemisphäre anstösst, so wird jemand, der die Eier vorher nicht gesehen hat, ihn leicht mit zu dieser rechnen und annehmen, das Ei habe sich entsprechend gedreht, während jedoch die Eiaxe dabei senkrecht stehen geblieben ist, wie man bei genauem Zusehen leicht daran erkennen kann, dass eben die wirklich weisse Hemisphäre noch rein nach unten gewendet ist. Wer die Eier vorher gesehen hat, dem wird es auch nicht entgehen können, dass die weisse Hemisphäre, wenn man diesen veränderten Theil der schwarzen mit dazu rechnen wollte, oft auf das Doppelte und darüber hinaus vergrössert worden wäre.“

„Bei den an Pigment ärmern Eiern von *Rana esculenta* sind diese Verhältnisse viel schwerer, sogar sehr schwer zu beurtheilen; doch ist es mir in diesem Jahre, gegen das Ende der Laichperiode, zu welcher Zeit das Pigment viel beweglicher wird, indem die Samenflecke sehr gross und deutlich werden und sogar typische concentrische Liniensysteme nicht selten auftreten, gelungen, an mehreren Eiern von Rana esculenta auch die erwähnten der *Rana fusca* entsprechenden Pigmentwanderungen sicher zu beobachten. Ich vermag danach jedoch nicht zu sagen, ob die bei letzterer Species typische hochgradige Schiefstellung der Hemisphären, welche sich, wie ich gezeigt habe, nach der Befruchtung ausbildet und die braune Hemisphäre stets nach der Befruchtungsseite senkt, blos eine scheinbare ist und durch solche Pigmentwanderung, nicht aber durch Drehung und Schiefstellung der Eiaxe bedingt ist.“

Ein Autor, O. Schultze, hatte (Biolog. Centralbl 1888, Bd. VII, Nr. 19) die Angabe gemacht, die erste Furche und dementsprechend die Medianebene des Embryo liefe in den meisten Fällen durch die Stelle, an welcher das Keimbläschen verschwunden ist, und hatte behauptet, „derjenige Punct des Pigmentrandes sive Aequators, welcher dem verschwindenden Keimbläschen am nächsten liegt, bezeichnete die Stelle der Anlage des Urmundes“. Alle Richtungen des Embryo wären daher schon am unbefruchteten Eie bestimmt. O. Hertwig rechnet (Einfluss der Schwerkraft, 1884, S. 22) schon vor Schultze mit der Möglichkeit, „dass die Austrittsstelle der Richtungskörper die Bildung der ersten Theilungsebene des Eies beeinflusst.“

Darauf habe ich unter Hinweis auf die vorstehend und in Nr. 20 mitgetheilten Versuche noch Folgendes erwähnt (Biolog. Centralbl. 1888 Bd. VIII, S. 401):

„Ich habe schon vor fünf Jahren dieses Lageverhältniss der ersten Furche zur „Fovea germinativa“ beachtet und mich dabei bald überzeugt, dass eine ursächliche Beziehung, welche den Meridian der Furchungsebene bestimmt, darinnen nicht besteht. Diese Fovea germinativa stellt bei *Rana esculenta* einen hellen runden Fleck von ziemlich beträchtlicher Grösse, nämlich von ein Fünftel bis ein Drittel der Grösse des Radius des ganzen Eies dar, und ist meist derart gelagert, dass sie mit einem Puncte ihrer Fläche am obern „Pole“ d. h. in der Mitte der braunen Hemisphäre, also am obern Ende der „Eiaxe“ gelagert ist. Da die erste

caudalen] Seite des Embryo wird, so ist damit zugleich die entsprechende vorjährige Beobachtung an Rana fusca nun auch für Rana esculenta gewonnen worden. An Rana fusca konnte ich sie in diesem Jahre nicht des Weiteren feststellen, da ich genöthigt worden bin, meine Versuche in hygienisch so ungünstigen Räumen der Anatomie anzustellen, dass fast alle Eier schon nach zwei Tagen durch Verschimmelung abstarben[1]).

Auf Grund der mitgetheilten Versuche können jetzt mit Sicherheit die folgenden Thesen aufgestellt werden:

1. Das Ei der Rana fusca und esculenta, „kann" [2]) von jedem beliebigen Meridian aus befruchtet werden.

Furche durch die Eiaxe geht, wird sie alsdann natürlich bei jeder Stellung in einem der unendlich vielen, durch diese Linie legbaren Meridiane immer diesen Fleck schneiden; die Lage dieses letzteren ist also nicht im Stande, einen Meridian zu bestimmen. Dies wäre blos möglich, wenn die erste Furche durch die Mitte dieses grossen Fleckes ginge; man sieht aber ohne Mühe, dass dies nicht der Fall ist, sondern dass die erste Furche diesen Fleck an beliebigen Stellen, selten in der Mitte, durchschneidet.

Wenn der Fleck stärker excentrisch gelagert ist, dann wäre noch bessere Gelegenheit gegeben, durch ihn den ersten Furchungsmeridian zu bestimmen. Jedoch nur relativ selten durchschneidet dann die erste Furche diesen Fleck und geht nur selten einmal durch die Mitte desselben; und wenn nach Bildung der zweiten Furche (wie es bei *Rana esculenta* gewöhnlich der Fall ist) der Fleck noch sichtbar ist, so kann man von der Kreuzungsstelle beider Furchen aus leicht den Winkel bestimmen, den der erste Furchungsmeridian mit einem eventuellen Furchungsmeridian, der durch die Mitte der Fovea germinativa ginge, machen würde; derselbe beträgt häufig über 45° und selbst 80—90° ist nicht selten. Es ist also klar, dass der Meridian der Furchungsebene „nicht" durch die Lage der Fovea germinativa bestimmt wird."]

1) Dies ist auch zugleich der Grund, warum ich meine Versuche über die Entwickelung angestochener Eier und über die besondere Entwickelung der dabei entstehenden Extraovate vorläufig nicht mit Erfolg habe fortsetzen können.

[2) Daraus folgt noch nicht, dass von allen Meridianen die Befruchtung gleich leicht möglich ist; „denn es ist ja möglich, dass jedes Ei vielleicht eine Stelle hat, wo die Eirinde etwas weniger fest und so etwas leichter durchdringlich für den Samenkörper ist, so dass bei gewöhnlicher allseitiger Besamung von etwaigen gleichzeitig an der Eioberfläche angekommenen Samenkörpern der an dieser Stelle befindliche zuerst eindringt und die Befruchtung bewirkt. Dass hierin aber ein typisches Verhalten nicht vorliegt, bekundet sich wohl darin, dass auch bei Eiern, welche mit viel Samenflüssigkeit umgeben sind, auf den Schnitten die Samenkörper in sehr verschiedener Höhe, in sehr verschiedenem Abstande vom Eiäquator eingedrungen sich zeigen. Danach hat schon das Vorhandensein „einer für normale Verhältnisse

2. Bei Eiern von Rana fusca und esculenta, welche keinem äusseren Zwang unterworfen sind, wird die Richtung der ersten Furche und der Medianebene des Embryo durch die beliebig gewählte Lage der Sameneintrittsstelle bestimmt; [beide Ebenen liegen in der durch die Eintrittsstelle des befruchtenden Samenkörpers bezeichneten verticalen Meridianebene des Eies, in dem „Befruchtungsmeridian".]

3. Die Seite der Eintrittsstelle des Samenkörpers in das Ei, die „Befruchtungsseite" des Eies[1]), wird (bei normaler Stellung der Eiaxe) zur ventricaudalen[2]) Seite des Embryo. (Ueber die Ursache dieses Verhaltens, sowie über das Verhalten bei Zwangslage, siehe Nr. 21, Seite 205).

Um die Ursache der auch bei den diesjährigen Versuchen noch vorgekommenen, wenn auch spärlichen, blos 10—15% betragenden Abweichungen zu ermitteln, habe ich alle diese Eier sofort nach dem Auftreten der ersten Furche durch Erhitzen auf 80° C. getödtet und theils frisch mit dem Gefriermicrotom, theils [**164**] erst später nach der Härtung in Alkohol parallel der Furchungsebene geschnitten. Die Aussicht, auf diese Weise noch etwas über die

präformirten Sameneintrittsstelle, die in freier Natur stets gewählt werden würde", wenig Wahrscheinlichkeit für sich: denn dann würde sie wohl eine typische Lagerung haben und auch durch eine typische Gestaltung dieser Stelle wie bei andern Eiern ausgezeichnet sein, wovon indess gleichfalls am Froschei nichts auffindbar ist. Wenn aber auch eine Prädilectionsstelle der Befruchtung vorhanden wäre, so würde das nach meinem Befunde, dass das Ei von jedem Meridian aus zu normaler Entwickelung befruchtet werden „kann", nur von ganz untergeordneter Bedeutung sein. Und das Gleiche gilt natürlich von der Bestimmung der Medianebene des Embryo durch die Copulationsrichtung. Da die Medianebene des Embryo selbst bei von uns frei gewähltem Befruchtungsmeridian durch diesen bestimmt wird, so wird dies um so wahrscheinlicher für die normalen Verhältnisse."

„Zudem habe ich letztere Thatsache auch als für die normalen Verhältnisse giltig bewiesen (S. 358), indem ich mit viel Samenflüssigkeit befruchtete und mit überschüssigem Wasser versetzte Eier nach dem Auftreten der ersten Furche tödtete und parallel derselben schnitt; wonach sich die Sameneintrittsstelle wie der Samenschweif in der Furchungsebene gelegen fand." (Biolog. Centralblatt, 1888, Bd. VIII, S. 406.)

[[1]) Im Original findet sich der Ausdruck „Befruchtungsseite" zuerst auf Seite 204 und 208 dieser Abhandlung; es erschien mir aber zweckmässiger, ihn gleich hier in Verwendung zu ziehen.]

[[2]) Richtiger „caudalen" Seite, s. S. 348, 349 Anm., Nr. 22, S. 5 u. Nr. 23, S. 701.]

Befruchtungsrichtung ermitteln zu können, gründet sich auf die Beobachtung BORN's[1]), dass die zuerst von BAMBEKE beschriebene und in ihrer Bedeutung erkannte Pigmentstrasse, welche der Samenkörper im Froscheie hinter sich herzieht, oft noch zur Zeit der ersten Furche sichtbar ist. Die Schnitte zeigen deutlich, dass die erste Furchungsebene sowohl durch die Anfangsstelle der Pigmentstrasse an der Rinde, wie auch durch den weiteren Verlauf derselben, also durch die Bahn des Samenkörpers hindurchging, wie dies Fig. 1 auf Tafel V schematisch darstellt.

Somit bildeten diese Eier keine Ausnahme von obiger Regel 2, sondern es ist anzunehmen, dass nur die Localisation der Befruchtung auf die von mir vorher bezeichnete Stelle nicht gelungen war.

Zugleich erhalten wir mit dieser Wahrnehmung eine leicht zu handhabende Methode zur wenigstens partiellen Prüfung der Regel 2. Es muss auch bei dem nicht künstlich localisirt, sondern in gewöhnlicher Weise befruchteten (aber nicht in Zwangslage gehaltenen!) Eie in dem längs der ersten Furchungsebene geführten Schnitte die „Pigmentstrasse“ angetroffen werden. Da durch Regel 1 definitiv festgestellt ist, dass der Samenkörper an jedem beliebigen Meridian eindringen kann, so kann ein solcher Befund an nicht localisirt befruchteten Eiern nun auch nicht gut mehr auf das Eindringen des Samens an einer präformirten Eintrittsstelle und auf eine präformirte Coincidenz der Lage derselben mit der Lage der ersten Theilungsebene bezogen werden. College BORN war so liebenswürdig, 25 Eier verschiedener Anurenspecies in der bezeichneten Richtung zu schneiden und mir zur Benutzung zu übergeben. Ich habe dann nach seiner Methode noch selber über 80 Eier, theils parallel der ersten Furche, theils rechtwinkelig zu ihr geschnitten und die gehegten Erwartungen fanden sich in erfreulichster Weise bestätigt, soweit die Pigmentstrasse überhaupt noch zu sehen war; letzteres ist allerdings

1) G. BORN, Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anuren. Archiv f. microsc. Anatomie. Bd. 27, S. 224.

bei den wenig pigmentirten Eiern, besonders von Rana esculenta, oft nicht mehr der Fall.

Methode der künstlich localisirten Befruchtung der Froscheier.

[**165**] Zur Vollziehung der localisirten Befruchtung der Froscheier verwandte ich zwei verschiedene Methoden, deren beider Voraussetzung die Annahme O. HERTWIG's[1]) ist, dass unmittelbar nach dem Eindringen des ersten Samenkörpers in die Eirinde normaler Weise Schutzmechanismen ausgelöst werden, welche das Eindringen weiterer Samenkörper verhindern. [Da sich diese Methoden als geeignet erwiesen, so folgt aus diesem Ergebniss eine sichere Bestätigung der Annahme HERTWIG's.]

Bei der von mir zuerst und am meisten angewendeten Methode, welche sich jedoch nur für Rana fusca eignete (s. S. 300), gab ich den Samenkörpern an der beabsichtigten Befruchtungsstelle dadurch einen Vorsprung, dass ich entweder ein wenig Samen mit einer fein ausgezogenen und leicht in die Gallerthülle eingedrückten Glascanüle in die Substanz dieser Hülle injicirte, oder besser mit einer Scheere einen Schnitt längs eines senkrechten Meridianes in die Gallerthülle machte und dann der Stelle ein wenig Samen mit dem Pinsel zusetzte. Da somit die Samenkörper an diesen Stellen einen kleineren Weg bis zur Eioberfläche zurückzulegen hatten, mussten sie hier auch zuerst ankommen, und das Ei also von dieser Stelle aus befruchtet werden. Letzteres war aber blos dann zu erwarten, wenn der Samen sich nicht in dem bei der Quellung der Hülle entstehenden Raum zwischen der Eioberfläche und der sogenannten Dotterhaut seitlich ausbreiten konnte. Um diese Ausbreitung zu verhindern, wurde in den ersten 30 Minuten nach der vorgenommenen Befruchtung nur wenig Wasser zugegeben; erst nach Ablauf dieser Zeit wurde reichlich Wasser zugesetzt, um die Eier aus der Zwangslage zu befreien. Es erhellt, dass die Fehlerquellen dieser Methode derart sind, dass sie nur Abweichungen von dem erwarteten Resultat

[1]) Morpholog. Jahrbuch, Bd. III. 1877. S. 76.

bewirken, nicht aber fälschlicher Weise die Entstehung desselben begünstigen können.

Die unbefruchteten Eier der Rana esculenta erwiesen sich jedoch als so empfindlich gegen die geringsten mechanischen Einwirkungen [1]), dass die Befruchtung mit diesem Verfahren in keinem [**166**] Falle gelang. Daher verwandte ich für die Eier dieser Species eine andere Methode, welche zunächst auf der Angabe O. HERTWIG's (loco cit.) und BORN's [2]) beruht, dass die Samenkörper immer durch die schwarze Eirinde eindringen.

Da der Uebergang von der braunen zur weissen Beschaffenheit der Rinde ein allmählicher ist, so vermuthete ich, dass auch der Eindringungswiderstand mit der Nähe der weissen Hemisphäre nur allmählich zunehme. Ausserdem hegte ich die Vorstellung, dass vielleicht in Folge der Anhäufung der feineren Dottersubstanzen unter der Mitte der schwarzen Hemisphäre eventuelle, das Eindringen begünstigende Kräfte derselben um so stärker auf den Samenkörper wirken würden, je näher letzterer der Umgebung der Mitte der schwarzen Hemisphäre sich befinde. Daraus ergab sich die Consequenz, dass die Leichtigkeit des Eindringens des Samenkörpers in das Ei von der Umgebung der Mitte der schwarzen Hemisphäre gegen den äquatorialen Rand derselben stetig abnehme, sodass ceteris paribus die Befruchtung von demjenigen Meridian aus erfolgen müsste, in welchem der Samen am nächsten der „Umgebung" der Mitte des schwarzen Poles an die Eirinde [also am weitesten nach oben] gelangte. [Die „Mitte" selber dagegen scheint sich wieder weniger zur Befruchtung zu eignen, da man auch bei Zwangslage, wo dieselbe nicht oben steht, an ihr nur sehr selten den Samenkörper eingedrungen findet, s. S. 370.] Ich setzte daher

[1]) Es illustrirt sehr die Sicherheit und Selbstregulation im Ablaufe der Entwickelungsmechanismen, dass die „befruchteten" Eier grobe Deformationen, Erschütterungen und grosse Substanzverluste erfahren können, ohne dass dadurch ihre Entwickelungsfähigkeit aufgehoben oder in falsche Bahnen gelenkt wird, während bei den unbefruchteten, unthätigen Eiern der genannten Species schon sehr geringe mechanische Einwirkungen die Entwickelungsfähigkeit vernichten.

[2]) Archiv f. microsc. Anatomie. Bd. 24. S. 522.

die Eier der Rana esculenta senkrecht auf und legte an jedes derselben ein Stückchen feinen Seidenfadens längs eines senkrechten Meridianes derart an, dass das obere Ende des Fadens noch ein wenig von dem Mittelpuncte der schwarzen Hemisphäre entfernt blieb und gab dann von unten her etwas Samen zu [s. auch S. 174].

Wie aus den schon oben mitgetheilten Resultaten hervorgeht, hat der Erfolg der Erwartung durchaus entsprochen. Der Faden muss aber rechtzeitig, spätestens 20 Minuten nach der Befruchtung, wieder entfernt werden, damit er nicht, bei der Abnahme der äusseren Samenflüssigkeit durch die Quellung der Gallerthülle, das Ei presst und so zugleich die obere Hemisphäre etwas nach seiner Seite senkt, denn eine solche geringe Zwangslage vermag nach meinen früheren Beobachtungen schon für sich allein die Richtung des Embryo [und die Lage der caudalen Seite desselben gegen den Faden hin] zu bestimmen. Um diese gefährliche Fehlerquelle ganz zu vermeiden, setzte ich das Ei ein wenig nach einer anderen Seite geneigt auf (s. Nr. 21 S. 204) und gab alle 5 Minuten ein wenig Wasser zu. Nach 30 Minuten wurde dann, wie bei Rana fusca, soviel Wasser zugesetzt, dass [**167**] das Ei sich bald innerhalb der Gallerthülle drehen konnte und damit jedem Zwange enthoben war.

Die Einzelheiten der Ausführung und die Anordnung der Versuche waren folgende. Aus dem eröffneten Uterus wurde das Ei mit einer kleinen gut polirten Präparirlancette, welche durch Abschleifen ihrer scharfen Kanten und ihrer Spitze beraubt war, herausgehoben und mit dem weissen Pol auf eine runde Glasplatte von 3,2 cm Durchmesser gesetzt, auf welcher ein Durchmesser durch einen eingeritzten Pfeil markirt war. Wenn das Ei bei Rana fusca nicht vollkommen senkrecht stand, oder wenn die Eiaxe bei Rana esculenta zu stark geneigt war, wurde die Glasplatte derart schief gehalten, dass die Schwerkraft das nur erst leicht adhärirende Ei durch eine geringe Rollung in die gewünschte Lage brachte. Dann wurde bei der ersten Methode das Ei der Rana fusca in dem parallel zum Pfeile gerichteten Meridian von der Fahnenseite des Pfeiles her in der angegebenen Weise mit der Samencanüle oder der Scheere

behandelt, und letzteren Falles der klaffende Meridianschnitt ein wenig mit einem in Samen[1]) getauchten Pinsel berührt, wonach dann mit dem Pinsel an den Fusspunct des Eies etwas Wasser zugesetzt wurde. Die das Ei tragende Platte wurde darauf in ein rundes flaches Glas mit 1,5 cm hohem Rande gelegt, an dessen Unterfläche ein rechteckig geschnittenes Papier angeklebt war. Nachdem der Pfeil der Objectplatte dem am Glase haftenden Rande des Papieres parallel gerichtet und derart gestellt worden war, dass die Pfeilspitze mir abgewendet und zugleich das Papier nach rechts vom Glase vor mir lag, wurde zunächst die Zeit der Befruchtung auf den Zettel notirt und die Objectplatte ringsum mit einem nassen Pinsel befeuchtet, ohne dem Ei selber dadurch Wasser zuzuführen. Die Glasschale wurde mit einer an der Unterseite gleichfalls befeuchteten Glasscheibe bedeckt. Darauf wurde das nächste Ei in der gleichen Weise behandelt; und danach (etwa nach 2 Minuten) wurde die Objectplatte des vorher befruchteten Eies aus der Schale genommen, von rechts nach links einen Moment umgedreht und die durch ungleiche Adhäsion bei der Befeuchtung gewöhnlich entstandene geringe Schiefstellung rasch durch einen kleinen, radiär zum Ei gestellten und mit der Spitze die Richtung des höchsten Standes des Weissen markirenden Pfeil mit einem sogenannten Porzellanschreibstift auf der Glasplatte markirt. Danach wurde das Ei [**168**] wieder zurück in die Schale gelegt und in der angegebenen Weise zum Papierrand orientirt, um nach dem soeben gemachten Pfeil die Richtung der Ablenkung aufzuzeichnen, und die Zeit dazu notirt. Diese Controlle wurde alle 5 Minuten wiederholt, notirt und jede ev. Stellungsänderung durch ein neues Bild fixirt.

[1]) Es hat sich bei der künstlich localisirten Befruchtung als sehr nützlich erwiesen, den Samen nicht mit reinem Wasser, sondern mit $^1/_8$—$^1/_4$ procentiger Kochsalzlösung anzusetzen, da beim Ansetzen mit reinem Wasser nur wenige der besamten Eier sich entwickeln. Es scheint, dass die Spermatosomen, welche ja in halbprocentiger Kochsalzlösung zu leben gewohnt sind, durch reines Wasser etwas geschwächt werden. Bei Anwendung von stärkerem Kochsalzgehalt von 1—2 % entstand künstliche Polyspermie (wie sie am Ende der Laichperiode nicht selten von selber vorkommt) offenbar durch Verlangsamung oder Abschwächung der Thätigkeit der Schutzmechanismen gegen das Eindringen weiterer Samenkörper nach dem Anlangen des ersten.

Wenn die Gallerthülle Flüssigkeit angezogen hat, ist das Ei unverrückbar an der Glasplatte festgesaugt; und die nach den ersten 5 Minuten später, gewöhnlich erst viel später noch eintretenden Stellungsänderungen sind daher auf Drehungen des Eies innerhalb seiner Hülle zu beziehen. Da der Wasserzusatz auch nach den ersten 30 Minuten immer noch ein etwas spärlicher war, so konnten solche Drehungen auch nach dieser Zeit nur langsam im Laufe von Minuten sich vollziehen; und die kurzen, nur etwa 5 bis 10 Secunden dauernden Umdrehungen zur Besichtigung der Unterseite hatten keinen Einfluss auf die Stellung. Zur Vermeidung dieser Umdrehungen hatte ich im vorigen Jahre die Unterseite durch Spiegelung aufgenommen; diese Methode erwies sich jedoch als viel ungenauer, weil durch das unerlässliche seitliche Vorbeisehen an dem Eie stets schiefe Projectionen entstehen, aus welchen es, auch unter möglichst gleichmässigem Umkreisen des Eies mit dem Auge bei geringer Schiefstellung der Eiaxe, sehr schwer ist, die Richtung und den Grad dieser Schiefstellung genau zu ermitteln.

Es gehört schon einige Uebung und strenges Einhalten einer bestimmten Ordnung in allen Manipulationen dazu, um 12 Eier in dieser Weise nach einander aufzusetzen und alle rechtzeitig auf ihre Einstellung und den Wassergehalt zu prüfen und keine Verwechselung vorkommen zu lassen.

Im Ueberschuss zugesetztes Wasser wurde mit einer gebogenen und zugespitzten Glasröhre weggesaugt.

II. Bedeutung der gefundenen Coincidenz des ersten Furchungsmeridianes und des „Eintrittsmeridianes" des Samenkörpers.

A. Nächste Ursachen der Coincidenz.

Nachdem wir die Thatsachen und die Art, wie sie gewonnen worden sind, kennen gelernt haben, liegt es uns ob, die specielle Bedeutung derselben zu ermitteln.

Obgleich die Entwickelungsmechanik selber erst in den ersten Furchungen sich befindet, so ist es doch schon möglich, die Entstehung dieser Coincidenz in mehrere ursächlich verschiedene Vor-

[**169**] gänge zu zerlegen und den causalen Werth jedes einzelnen derselben für das gemeinsame Resultat zu prüfen.

Analysiren wir den Vorgang der Befruchtung des Eies in unserem Bedürfniss entsprechender Weise, so können wir zunächst folgende Einzelvorgänge unterscheiden. Erstens die Durchbrechung der harten Eirinde durch den Samenkörper; zweitens den Verlauf desselben, resp. des aus ihm entstehenden Spermakernes durch den Dotter; drittens die Copulation beider Vorkerne. Jeder dieser Vorgänge könnte vielleicht für sich allein das die Richtung der ersten Furche bestimmende Moment enthalten.

a) Für die Wirkung der Durchbrechungsstelle der Eirinde durch den Samenkörper auf die Lage der ersten Furche kann man zwei in Beitrag 1 zur Entwickelungsmechanik s. S. 163 u. 166 mitgetheilte Beobachtungen anführen. Bei Froscheiern, welche schon die erste Furche gebildet hatten, sah ich nach dem Anstechen derselben mit einer feinen Präparirnadel die zweite Furche mehrmals durch die Anstichstelle hindurchgehen, auch wenn dadurch diese Furche schief, statt wie normal rechtwinkelig, zur ersten zu stehen kam. Beim Anstechen nach Bildung der zweiten Furche kam es vor, dass die der Anstichstelle nächstgelegene Furche sich nachträglich soweit verschob, bis sie durch die Anstichstelle selber hindurchging. Man kann geneigt sein, diese Beobachtungen so zu deuten, dass die Theilung leichter an derjenigen Stelle des Zellleibes entsteht, wo der Sonderungswiderstand am geringsten ist oder ein Reiz das Protoplasma getroffen hat [s. dagegen S. 166 Anm.]. Dass die Eirinde durch ihre Härte der Theilung besonderen Widerstand darbietet, sehen wir an den vielen feinen Falten, welche sich bei den ersten Furchungen an der Theilungsstelle bilden. Die Eirinde ist also fest und elastisch. Eine flüssige oder auch nur weiche und geschmeidige Substanz würde diese Erscheinung nicht darbieten können. Gegen die Anwendung dieser Erfahrung auf unseren Fall kann aber geltend gemacht werden, dass das Loch, welches der Samenkörper, trotz seiner anziehenden Wirkung auf die braune Dottersubstanz, in dieser harten Eirinde her-

vorbringt, an Durchmesser mindestens 10mal, an Fläche mindestens 100mal kleiner ist, als die grobe mit einer 0,1 mm dicken Nadel eingestochene Oeffnung; und dass daher die Verminderung des Sonderungswiderstandes an der Eintrittsstelle des Samenkörpers zu gering sei, um entgegen eventuellen Tendenzen zur Sonderung an einem anderen Orte in Betracht zu kommen. Allerdings kann [**170**] für die leichtere Theilung an der Durchtrittsstelle des Samenkörpers noch die weitere Beobachtung angeführt werden, dass die Bildung der ersten Furche nicht blos in dem Durchtrittsmeridian, sondern häufig auch auf derselben Seite der schwarzen Hemisphäre anhebt, auf welcher der Samenkörper eingedrungen war. Doch habe ich auch Ausnahmen gesehen, in denen die erste Furchung auf der entgegengesetzten Hälfte des Eintrittsmeridianes begann. Und andererseits sieht man auf Schnitten, welche eine halbe oder viertel Stunde vor dem Beginne der äusserlich sichtbaren Theilung quer zur präsumptiven Furchungsebene durch das Ei gelegt worden sind, dass bereits eine deutliche innere pigmentirte Sonderungsebene des Dotters ausgebildet ist.

b) Für die Bestimmung der ersten Furche durch die „intraovale Verlaufsbahn“ des Samenkörpers resp. Samenkernes kann geltend gemacht werden, dass dabei durch die Anziehung des pigmentirten feinkörnigen Dotters, welcher als Pigmentstrasse dem Samenkern folgt, eine bilaterale Symmetrie in der Anordnung der Dottersubstanz hervorgebracht wird, die zugleich bestimmend wirke für die Lage der Medianebene des bilateral-symmetrischen Embryo. Daran ist umsomehr zu denken, als bei der durch zwangsweise Schiefstellung des Eies entstehenden künstlichen bilateralen Symmetrie der inneren Anordnung der Dottersubstanzen wohl die Medianebene des Embryo, aber nicht die erste Furche, fast immer in die Richtung der Symmetrieebene zu liegen kommt [s. S. 328 u. f.]. Auch haben wir oben (S. 358) gesehen, dass unter normalen Verhältnissen die erste Furchungsebene die Pigmentstrasse der Länge nach theilt.

c) Für die bestimmende Wirkung des dritten unterschiedenen Vorganges, der Copulation der beiden Vorkerne, in

ihrer Richtung auf die Richtung der ersten Theilung des Eies ist bis jetzt blos anzuführen, dass die erste Furchungsebene auch das centrale Ende der Pigmentstrasse der Länge nach theilt, und dass dessen Verlaufsrichtung, wie ich mich mehrfach an vor der Furchung geschnittenen Eiern überzeugen konnte, auch die Richtung der Copulation beider Vorkerne andeutet.

Bei normaler Einstellung des Eies vollziehen sich, wie die Schnittbilder zeigen, alle diese drei Vorgänge innerhalb derselben, zugleich durch die Eiaxe gehenden senkrechten Meridianebene, und diese wird, wie wir sahen, zur ersten Furchungsebene. Daher ist eine Unterscheidung der Wirkungsweise jedes einzelnen dieser eventuellen Factoren in diesen Fällen nicht möglich.

[**171**] Mein Bestreben war daher darauf gerichtet, diese Coincidenz gestört aufzufinden: und es gelang mir in der That, an einigen Eiern festzustellen, dass die erste Furche nicht durch die Eintrittsstelle des Samenkörpers selber, sondern mehr oder weniger dicht an derselben vorbei ging. Hierbei waren zugleich zwei verschiedene Fälle zu unterscheiden: Die Furchungsebene verlief parallel neben der Pigmentstrasse und letztere führt dann in die Nähe von einem der beiden Furchungskerne; die Copulation hatte also an diesem stark exaxial gelegenen Orte stattgefunden, aber die Theilung war wie gewöhnlich durch die Eiaxe, jedoch der Copulationsrichtung parallel, erfolgt (Taf. V, Fig. 2). Im zweiten Falle stand die Pigmentstrasse mit ihrem Anfangstheil schief zur Furchungsebene, lief aber mit ihrem centralen Ende ihr parallel aus (Fig. 3).

Die Begrenzung der ersten Furche stellt auf den parallel zu ihr durch sie geführten Schnitten eine schräge, durch gleichmässige, dichte Pigmentirung ausgezeichnete und durch zwei scharfe, einfach gebogene Contouren begrenzte Fläche an der schwarzen Randseite des Schnittes dar; die Stelle der Furche ist also an den Schnitten noch vollkommen deutlich zu erkennen. (N. B. Dies ist aber blos dann der Fall, wenn das Ei bei dem zum Zwecke der Abtödtung und der

leichteren Entfernung der Gallerthülle nöthigen Erhitzen nicht über 80° C. erwärmt worden ist; andernfalls schrumpft und faltet sich die Eioberfläche, und die Furche ist selbst für die Loupenbetrachtung kaum mehr sichtbar. Auch darf man, um diese schräge Fläche noch deutlich an den Schnitten sehen zu können, vor dem Einbetten zur Markirung nicht zu viel Farbe in die Furche geben, weil diese wegen ihrer Opacität sonst dieses wichtige Merkmal unsichtbar macht.)

Da am Ende der Laichperiode vielfach Abnormitäten auftreten, so schnitt ich auch in dieser Zeit befruchtete Eier parallel der ersten Furche und war so glücklich, mehrere Eier zu finden, bei denen diese Furche weder durch die Eintrittsstelle des Samenkörpers, noch durch die sich anschliessende Strecke der Pigmentstrasse hindurchging. Die Pigmentstrasse verliess in diesen Fällen die Meridianebene der Eintrittsstelle sogleich und vollzog allmählich eine seitliche Abweichung von 40—50°, um dann erst der Eiaxe zuzustreben; und nur diese Endstrecke des Verlaufes des Samenkörpers fiel in die Richtung der ersten Furchungsebene (Fig. 4) [s. S. 203][1]).

Mechanismus der Copulation.

[**172**] Um die Bedeutung dieser Abweichungen im Verlaufe des Samenkörpers von der Regel zu erkennen, ist es zunächst nöthig zu wissen, warum normaler Weise die unterschiedenen drei Vorgänge innerhalb derselben Meridianebene sich vollziehen. Diese Coincidenz ist, wie ich fand, eine Folge des eigenthümlichen Mechanismus der Copulation; und wir müssen daher diesen zunächst etwas genauer kennen lernen.

[1]) Gelegentlich eines Referates im biologischen Centralblatt (1888, Bd. VIII, S. 403) machte ich über solche Abweichungen die weitere Mittheilung: „Wenn nämlich, wie es im Anfang des Versuches, ehe das Ei festgeklebt ist, sehr leicht geschehen kann, bei irgend einer Manipulation das Ei erheblich schief gestellt worden ist und nun 30 Minuten in dieser Lage bleibt, um erst danach aus ihr befreit zu werden, so geht die erste Furche nicht durch den Befruchtungsmeridian. Diese Fälle bilden, wie ich mich bald überzeugt, da ich die Eier oft von unten besichtigte und ihre jeweilige Stellung abzeichnete, eben die Ausnahmen. An ihnen machte ich aber eine andere wichtige Entdeckung, nämlich, dass bei diesen Eiern nicht, wie es „normal“ der Fall ist, die Stelle der „ersten“ Urmundsanlage in der Medianebene gelegen ist, worüber ich anderwärts ausführlicher berichten werde.“]

Die Angaben über die speciellen Vorgänge der Copulation der Vorkerne im Froschei seitens der früheren Beobachter sind nur mehr gelegentliche, da es sich bei den Untersuchungen dieser Autoren zunächst darum handelte, überhaupt die Thatsache dieser Copulation festzustellen. CH. VAN BAMBEKE, der Entdecker der Thatsache, dass bei den Amphibien der Weg des Samenkörpers im Ei sich durch eine nachgezogene Pigmentstrasse markirt, sagt in seiner ersten diesbezüglichen Arbeit[1]) von der Pigmentstrasse des Samenkörpers von Triton und Axolotl: „La longueur de celui-ci, y compris son renflement terminal, sa direction varient. Cette dernière est généralement rectiligne, quand le conduit est court, mais celui-ci se prolonge-t-il davantage, sa direction est celle d'une ligne courbée ou d'une ligne brisée; d'autres fois on observe une disposition en spirale ou ondulée limitée à une partie du conduit ou se montrant sur tout son trajet; ce dernier état était surtout évident sur un œuf de Triton helveticus (fig. 11). Nous avons trouvé comme plus grande longueur des conduits, en mesurant une ligne menée de la base à l'origine de la dilatation nucléaire, 264 μ, soit à peu près le quart du diamètre de l'œuf. Toute fois, par suite de la courbure des conduits, leur extrémité interne est plus rapprochée de la périphérie que du centre du globe vitellin. Leur largeur, généralement plus considérable à la base (16 μ), diminue après un trajet plus ou moins long, pour conserver alors le même diamètre (en moyenne 8 μ) jusqu'à la dilatation terminale.“

In einer späteren Arbeit[2]) giebt VAN BAMBEKE an: „Le trajet de la traînée pigmentaire des Urodèles est généralement [**173**] représenté par une ligne brisée“; und fügt bezüglich der Kröte hinzu: „On y remarque en effet une ligne à trajet également brisé, plus foncée que la masse triangulaire qu'elle traverse“.

Wir finden in diesen Angaben die wesentlichen Bestandtheile

1) CH. VAN BAMBEKE, Sur les trous vitellins que présentent les œufs fécondés des Amphibiens, Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 2me série. T. XXX 1870, S. 65.

2) Derselbe, Recherches sur l'embryologie des Batraciens. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 2me série. T. LXI. 1876. S. 27.

des Verlaufes schon mit enthalten; aber einmal fehlt die ursächliche Beziehung der beobachteten Verschiedenheit auf die Lage der Eintrittsstelle des Samenkörpers, andererseits sind einige seiner Beobachtungen offenbar an abnormen Eiern gemacht. Er fand wiederholt mehrere solcher Pigmentstrassen im Ei, während ich in etwa 100 geschnittenen Eiern dies blos einmal beobachtete und dies Ei stammte vom Ende der Laichperiode, zu welcher Zeit Abnormitäten sehr häufig sind[1]). Zu diesen gehört auch, wenigstens meinen Erfahrungen am Froschei nach, der spiralig gewundene Verlauf der Pigmentstrasse. Ebenso deutet sein Befund eines zweiten, wurstförmig gebogenen Pigmentzuges im Ei der Kröte (Crapaud commun) auf Befruchtung unter schiefer Zwangslage des Eies hin, was um so leichter der Fall gewesen sein konnte, als die Distinction der Zwangslage von der freien Einstellung erst sieben Jahre später, durch PFLÜGER, gemacht worden ist.

Bezüglich der Eintrittsstelle des Samenkörpers in das Ei macht O. HERTWIG[2]) folgende Angabe: „Bei Rana temporaria erfolgt der Eintritt des befruchtenden Spermatozoon in den Dotter stets am schwarzen Pol zur Seite des schleierförmig ausgebreiteten Excretkörpers auf der vom Eikern abgewandten Eihälfte." Soweit durch diese letztere Angabe die Befruchtungsrichtung als schon vor der Befruchtung selber normirt anzusehen wäre, ist sie bereits durch meine vorstehend mitgetheilten Versuche widerlegt. Ich kann [**174**] noch hinzufügen, dass ich an geschnittenen Eiern, selbst bei ungewöhnlich grossem Abstand des Eikernes von der Eiaxe, den Samenkörper manchmal auf derselben Eihälfte, in welcher der Eikern lagerte, von noch weit über den Eikern hinaus seitlich gelagerten

1) Meine Untersuchungen bestätigen also die Angaben von O. HERTWIG und BORN, dass normaler Weise blos ein Samenkörper in das Froschei eindringt. Treten aber mehrere Samenkörper ein, so zeigt entweder blos der erste oder gar keiner den unten zu schildernden typischen intraovalen Verlauf. Es ist von hohem Interesse wohl auch für die Pathologie der menschlichen Entwickelung und besonders für die Beurtheilung der Ursachen der „Sterilität", dass so leicht qualitative Veränderungen des Eies entstehen, welche die Entwickelungsfähigkeit desselben aufheben oder in abnorme Bahnen lenken.

2) O. HERTWIG, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Zweiter Theil. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877. S. 82.

Puncten eingedrungen gefunden habe. Daraus und aus Beobachtungen an vielen anderen normal befruchteten und gestellten Eiern geht zugleich hervor, dass der Samenkörper mit seinem Eintritt nicht an die „nächste“ Umgebung des am oberen Ende der Eiaxe gelagerten Excretkörpers gebunden ist.

Wohl aber spricht sich sehr deutlich eine Prädisposition für den Eintritt des Samenkörpers „in der Nähe“ des oberen Endes der Eiaxe aus. Diese Prädisposition muss um so stärker sein, als bei der an diesen Eiern vorgenommenen Einzelbefruchtung für jedes derselben der Same nur spärlich, kaum bis zur Benetzung der unteren zwei Dritttheile des Eies zugegeben wurde, sodass die gegen die Mitte des schwarzen Poles hinstrebenden Samenkörper die Gallerthülle in schiefer Richtung durchsetzen, also einen weiteren Weg zurücklegen mussten, als die den unteren Theilen zustrebenden. Da bei stark schief aufgesetzten Eiern dieses Verzögerungsmoment wegfiel, so wunderte ich mich nicht, bei ihnen in noch evidenterer Weise diese Prädilection ausgesprochen zu finden; wenn schon die genaue Beurtheilung der Eintrittsstelle in Folge der Zusammenstauung der braunen Rinde nach aufwärts an Eiern in schiefer Zwangslage oft erschwert, manchmal unmöglich gemacht ist.

Andererseits habe ich nur selten gesehen (s. Fig. 7, Taf. V), dass die Pigmentstrasse den „oberen“ weissen Dotter durchsetzte; somit scheint der Eintritt in der Mitte des schwarzen Poles durch die Darunterlagerung dieses weissen Dotters erschwert zu werden.

Diese Beobachtungen an nicht localisirt besamten Eiern bestätigen also die oben von mir geäusserte Vermuthung, auf welche ich meine zweite Methode der künstlichen localisirten Befruchtung gründete; und es müsste Verwunderung erregen, dass es mir bei der ersten Methode gelungen ist, auf andere Weise eine Prädilection zu schaffen, wenn nicht bei senkrechter Einstellung diese erste Methode zugleich immer auch mit der Benutzung dieser Art Prädilection verknüpft gewesen wäre, indem an der Einschnitt- oder Einstichstelle der Samen zugleich auch am weitesten in die Höhe und so der Mitte der schwarzen Hemi-

sphäre am nächsten kam, und wenn ich nicht bei der localisirten Befruchtung schief gestellter Eier stets besonders tief, bis etwa zur Mitte der Dicke der Gallert- [**175**] hülle, eingeschnitten hätte.

Ueber den Verlauf des Samenkörpers im Ei macht O. Hertwig keine besondere Mittheilung. Born's bezügliche Angaben beziehen sich auf Eier in künstlicher Schieflage und auf Bastardbefruchtung, sind daher für unseren Zweck der Feststellung der wesentlichen Vorgänge des normalen Copulationsmechanismus gleichfalls nicht zu verwerthen.

Die genauere Beobachtung des Verlaufes der Pigmentstrasse des Samenkörpers bei verschiedenen Lagen der Eintrittsstelle desselben am Ei liess einen aus zwei typisch verschiedenen Vorgängen sich zusammensetzenden Mechanismus der Zusammenführung der beiden Vorkerne erkennen.

1. „Penetrationsbahn“ des Samenkörpers im Ei.

Sehen wir von der extraovalen Bahn des Samenkörpers durch die Gallerthülle zum Ei ab, so ist als erster besonderer, wohl durch besondere Kräfte bedingter mechanischer Act der Befruchtung des Froscheies die Durchbrechung der starren Eirinde durch den Samenkörper und der sich anschliessende „erste intraovale Verlauf“ zu unterscheiden. Letzterer führt den Samenkörper tief in das Ei hinein, in einer meist graden Richtung, welche annähernd rechtwinkelig zur Tangente der Eintrittsstelle der Peripherie steht, jedoch mit einigen typischen Variationen (vergl. Fig. 6—11). Genauer könnte man nämlich sagen: der erste intraovale Verlauf des Samenkörpers strebt „geraden Weges“ der Eiaxe zu, da die Bahn fast mit wenigen Ausnahmen in der durch die Eintrittsstelle und durch die Eiaxe gegebenen Meridianebene gelegen ist. Aber der Zielpunct der Bahn ist sehr verschieden gelegen. Beim Eindringen in der Nähe der Mitte des schwarzen Poles liegt er manchmal am unteren Ende der Eiaxe (oder gar ausserhalb des Eies, also in der Verlängerung der

Axe); während er bei seitlicher, dem Aequator genäherten Eintrittsstelle dem Eicentrum näher liegt[1]).

Charakteristisch ist es für diese Verlaufsstrecke, dass die Richtung derselben noch keine directe Beziehung zum Eikern erkennen lässt, sodass der erste Verlauf des Samenkörpers als „reine Penetrationsbewegung“ in den „Zellleib“ des Eies, in den Dotter sich charakterisirt.

[**176**] Manchmal stellt der Anfangstheil der Pigmentstrasse einen breiten Pigmentkegel dar, in welchem es schwer ist, die eigentliche Bahn des Samenkörpers zu erkennen. Ich nahm alsdann für letztere die Linie dichtester Pigmentanhäufung, welche auch gewöhnlich der Kegelaxe nahe lag. Diese grosse Pigmentanhäufung um den Anfangstheil der Bahn des Samenkörpers findet sich besonders gegen Ende der Laichperiode der Species; und sie geht da manchmal so weit, dass die Continuität der braunen Rinde zerrissen wird und „Extraovate“ entstehen, sodass also zum Theil dieselben Vorgänge auftreten, wie sie Born bei Bastardirungen häufig angetroffen hat. Gegen das Ende der Laichperiode muss entweder die Pigmentsubstanz des Eies sehr beweglich werden, oder die dieselbe bewegenden Kräfte müssen sich erheblich verstärken.

In anderen Fällen ist die Pigmentstrasse schon von Anfang an dünn; manchmal auch beginnt sie schief zur Oberfläche und erlangt erst im weiteren Verlauf die geschilderte annähernd radiäre Richtung; es wird dann zweifelhaft, ob hier noch das primäre Verhalten vorliegt oder ob nachträgliche Verschiebungen stattgefunden haben.

Die Länge dieser „**Penetrationsbahn**“ des Samenkörpers variirt unter normalen Verhältnissen relativ wenig; und da uns die Berücksichtigung dieser Länge dem wahrscheinlichen, actuellen Ziel der

[1]) Dieses Verhalten wird besser durch folgende Fassung bezeichnet: Entsprechend dem rechtwinkelig zur Eirinde erfolgenden Eintritt des Samenkörpers und dem geraden Verlauf desselben im ersten Theil seiner Bahn ist der scheinbare Zielpunct dieser Bahn in Folge der Abweichung des Eies von der Kugelgestalt, besonders aber in Folge der oben entstehenden Abplattung (s. S. 377 Anm.), ein mit der Lage der Eintrittsstelle am Eie wechselnder.

Bewegung näher führt, so seien hier einige an Eiern von Rana fusca angestellte Messungen derselben mitgetheilt.

Zeit nach der Befruchtung	Länge der Eiaxe mm	Querdurchmesser des Eies mm	Länge der Penetrations-Bahn mm	Mittlerer Abstand der Copulations-Bahn von der Oberfläche des Eies mm
1 h. 40 Min.	1,55	1,52	0,292	0,390
„	1,53	1,66	0,275	0,357
„	1,56	1,53	0,325	0,390
2 h. 40 Min.	1,46	1,56	0,290	0,390
„	1,13	1,49	0,260	0,340
„	1,36	1,49	0,292	0,390
„	1,20	1,46	0,260	0,325
„	1,30	1,36	0,292	0,325
„	1,20	1,59	0,260	0,325
„	1,49	1,65	0,357	0,390
[177] „	1,56	1,56	0,357	0,390
„	1,36	1,40	0,325	0,390
„	1,43	1,56	0,455	0,420
„	1,43	1,49	0,260	0,420
„	1,36	1,43	0,260	0,450
„	1,49	1,56	0,390	0,487

Die Variationen in der Länge der Penetrationsbahn des Samenkörpers bewegen sich also (bei der um 1/4 wechselnden Eigrösse) zwischen 260 und 390 μ, nur einmal werden 455 μ erreicht. Dieser Fall, wie die ihm benachbarten der letzten sechs Eier der Tabelle betrifft stark dem Aequator genäherten Eintritt des Samenkörpers.

Dieser erste Verlauf führt den Samenkörper immer annähernd derselben Schicht des feinkörnigen Dotters zu.

Bei Rana fusca ist diese Schicht deutlich braun gefärbt und stellt die obere Schicht des centralen braunen Dotters dar (s. Taf. V, K. Sch., Kernschicht, Fig. 5). Da dieser „centrale braune Dotter“ oben mit dem „braunen Seitendotter“ (br. S. Fig. 5) ringsum zusammenhängt, so kann man diese Schicht auch als Verbindungsschicht des braunen Seitendotters ansehen. Sie liegt zugleich unterhalb des oberen

weissen Dotters und kann bei mächtiger Entwickelung desselben direct an diesen angrenzen.

In den Erläuterungen der schematischen Figur 5, der Abbildung einer durch die Eiaxe gelegten Meridianebene des Eies von Rana fusca war ich genöthigt zum Zwecke genauerer Bezeichnung einige neue Termini einzuführen. An die Stelle des von BORN als „heller Innenfleck" bezeichneten Theiles, welcher unter der Mitte der braunen, daselbst verdünnten festen Eirinde liegt, führe ich den mehr die Substanz und ihre Lage bezeichnenden Namen „oberer weisser Dotter" ein und habe ihn oben bereits entsprechend verwendet; dieser Dotter ist feinkörnig, halbflüssig und, wie sich ausser durch seine Lage im senkrecht eingestellten Eie auch noch durch seine Umlagerungen bei schiefer Zwangslage ergiebt, von geringerem specifischen Gewicht, als die übrigen Dottersubstanzen. Die anderen in [**178**] der Figurenerklärung gebrauchten Termini „brauner Seitendotter", „centraler brauner Dotter" sind ohne weiteres aus der Abbildung verständlich [1]).

Da, wie wir sehen werden, die zweite Strecke des intraovalen Verlaufes des Samenkörpers innerhalb der unter dem oberen weissen Dotter befindlichen Schicht, bis zu welcher der Samenkörper in den Dotter eindringt, gelegen ist; da ferner, sei es vor oder erst während der Befruchtung, der Eikern in dieselbe aufsteigt und auch der durch die Copulation gebildete Furchungskern in ihr gelagert ist und innerhalb ihrer sich theilt, so halte ich es für zweckmässig, dieser wichtigen Schicht einen besonderen Namen, den Namen *„Kern-*

[1]) Ein neuerer Autor, O. SCHULTZE, hatte bezüglich der Grösse der Dotterkörner die Angabe gemacht: „Je mehr wir nach dem höchsten Puncte des Eies gehen, um so mehr nimmt die Grösse der Dotterelemente ab und zwar so, dass bei normaler Einstellung in jeder Horizontalebene die Dotterkörner gleich gross sind." Dazu habe ich folgende Berichtigung gegeben (Biolog. Centralbl. 1888. Bd. 8. S. 406): „Es ist bekannt, dass im Allgemeinen die Grösse der Dotterkörner von unten nach oben abnimmt; aber es liegen Körner verschiedener Grösse nebeneinander und grössere über kleinern; ganz abgesehen von dem centralen braunen Dotter, der zwar oft fast nicht pigmentirt, immer aber ziemlich feinkörnig ist, während wagrecht neben ihm ringsum grosse Dotterkörner gelagert sind."

„Ferner ist es nicht thatsächlich gestützt, wie der Autor vertritt, dass „„der höchste Punct des Pigmentrandes einer grösseren Protoplasmamenge entspricht, als die in der Horizontalebene gegenüberliegende Stelle des Eies"". (Weiteres s. S. 198 Anm.).]

schicht“ des Eies beizulegen. Ich thue dies, obgleich ich zur Zeit nicht anzugeben vermag, ob sie, abgesehen vom specifischen Gewicht, aus besonders qualificirter Substanz besteht, oder ob die Localisation der genannten Gebilde und Vorgänge auf sie blos dadurch bedingt ist, dass sie den Ort der resultirenden Wirkungen aller auf die Kerne wirkenden Dottertheile darstellt, oder ob der Samenkörper normaler Weise deshalb nur $^1/_3$ des Dotterdurchmessers durchläuft, weil seine eventuellen Penetrationskräfte durch die inzwischen erfolgte Umwandlung zum Spermakern (van Bambeke, O. Hertwig) aufgehört haben.

Da bei schiefer Zwangslage des Eies alle die unterschiedenen Eisubstanzen nicht durch ordnende Kräfte in ihrer relativen Lage erhalten werden, sondern sich unter dem Einfluss der Schwere, der Wirkung dieser entsprechend, verschieben, so kann man geneigt sein, solche ordnenden Kräfte überhaupt nicht als wesentlich bei der Erhaltung der normalen Anordnung des Eies nach der fertigen Bildung desselben betheiligt anzusehen, und anzunehmen, dass „während der Bildung“ die Anordnung derart getroffen worden sei, dass die Schwere bei normaler Stellung des Eies diese Anordnung allein erhalte. Dem entsprechend sei dann anzunehmen, dass die Lage der Kernschicht des Eies blos durch das specifische Gewicht derselben bedingt sei, und dass auch nur aus einer Uebereinstimmung der specifischen Gewichte die Kerngebilde ihren Platz in ihr nehmen.

Gegen eine solche einfache Art der Erhaltung der inneren Anordnung lassen sich aber schon gegenwärtig einige Gründe anführen, so z. B. der Umstand, dass die unbefruchteten Eier trotz der meist im Ovarium und im Uterus vorhandenen, Wochen, ja Monate lang dauernden Zwangslage in schiefer Stellung nur sehr geringe Umordnungen durch die Schwer- [**179**] kraft erleiden[1]) und

[1]) Um dieser Monate lang anhaltenden Wirkung der Schwerkraft activ zu widerstehen, müssten die ordnenden Kräfte im unbefruchteten Ei vielmal grösser sein, als im befruchteten Ei, da sie in ihm keine zwei Stunden zu widerstehen vermögen. Es scheint daher annehmbarer, dass im unbefruchteten Ei das Protoplasma fester, rigider sei, trotz gleichen oder grösseren Gehaltes des Eies an Paraplasma wie nach der Befruchtung (s. S. 297 Anm.).]

dass, wie ich S. 298 gezeigt habe, während der Befruchtung Umordnungen vor sich gehen, welche der Wirkung der Schwere entgegengesetzt sind.

Wir müssen also wohl im unbefruchteten wie auch noch mehr im befruchteten Eie Ordnung erhaltende, resp. neu ordnende Kräfte als wirksam annehmen, welche aber unter Umständen sich schwächer erweisen, als die Wirkung der Schwere auf die Eitheile von ungleichem specifischen Gewichte.

Ueber die eigenthümliche dynamische Bedeutung der unterschiedenen Kernschicht des Dotters ist daraus noch kein bestimmtes Urtheil zu entnehmen, als dass sie nicht blos durch das specifische Gewicht ihrer Bestandtheile ihre Lagerung erhält und zum Aufenthaltsort der Kerngebilde wird.

2. „Copulationsbahn" des Samenkörpers im Ei.

Wenn die erste Strecke vom Samenkörper durchlaufen ist, so wird, meist unter ziemlich schroffer Umbiegung, eine zweite Verlaufsrichtung eingeschlagen, welche den Samenkörper, oder richtiger den inzwischen aus ihm gebildeten Samenkern, graden Weges dem Eikern nähert, und zwar meist ihm direct zuführt, daher sie „nucleopetale Verlaufsrichtung" und ihre Bahn die „Copulationsbahn" heissen soll[1]).

In einigen Fällen jedoch war der Samenkern durch seine gerade fortgesetzte zweite Verlaufsrichtung ziemlich dicht, seitlich, ober- oder unterhalb an dem Eikern vorbeigeführt worden, und bei einigen

[1]) Rud. Fick macht in seiner sorgfältigen Untersuchung über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1893. Bd. 56, S. 576) die Mittheilung, dass die „Copulationsbahn" beim Axolotlei häufig nicht gleich von Anfang an gegen den Eikern hin, sondern sogar von ihm weggewendet ist. Andeutungen davon habe ich auch beim Froschei einige Male beobachtet und zwar bei Zwangslage. Ehe man annehmen kann, dass hier eine, besondere Bedeutung beanspruchende normale Erscheinung vorliegt, ist es also nöthig, die Axolotleier nach der Besamung recht rasch in die Möglichkeit zu versetzen, sich senkrecht einzustellen, oder besser, sie gleich von vornherein senkrecht aufzusetzen und viel Samenflüssigkeit zuzusetzen, um zu sehen, ob dann diese Erscheinung auch noch vorkommt. Dass eine innere Strömung im Ei den Samenkörper leicht passiv mitnehmen kann, ist verständlich; und zwar kann dies um so leichter geschehen, je geringer die Copulationskräfte sind (s. S. 181).]

anderen hätte dasselbe geschehen müssen, wenn das Ei nicht zu früh getödtet und die weitere Bahn in der bisherigen Richtung fortgesetzt worden wäre. Letzteren Falles war der Samenkern dem Eikern schon bis fast an das Loth vom Eikern auf die zweite Verlaufsrichtung genähert, ohne dass die Bahn eine Ablenkung nach dem Eikern zu darbot. Ich vermuthe, dass in diesen relativ seltenen Fällen Störungen des normalen Copulationsmechanismus vorlagen.

Die zweite Verlaufsstrecke liegt annähernd parallel dem mittleren Theile der schwarzen Eirinde[1]); daher war es möglich, ihren Abstand von derselben anzugeben, wie es in der Tabelle auf S. 372 bereits geschehen ist. Man sieht, dass die Schwankungen dieses Abstandes nur zwischen 0,32 und 0,48 mm, resp. zwischen 27 und 32% der Eiaxe sich bewegen und die Figuren 6 bis 11 geben eine gute Anschauung davon.

Wenn wir die verschiedenen zweiten Bahnen der Samenkörper aller geschnittenen Eier von Rana fusca zusammennehmen und [**180**] uns dabei vergegenwärtigen, dass der Eintrittsmeridian beliebig gewählt werden kann, so können wir alle diese Bahnen zu einer runden Scheibe intregiren, innerhalb deren bei jedem Eie normaler Weise dieser zweite Verlauf sich vollzieht, und diese fällt dann mit dem zusammen, was oben als *„Kernschicht"* des Dotters bezeichnet wurde. Da diese Schicht also nicht bis zum Rande des Eies sich erstreckt, so würde sich der Name „Kernplatte" oder „Kernscheibe" mehr für sie geeignet haben, wenn diese Bezeichnungen nicht zu sehr die Vorstellung erweckten, dass das betreffende Gebilde selbst aus Kernsubstanz bestehe, während die Bezeichnung Kernschicht schon eher andeutet, dass es sich blos um den Aufenthaltsort der Kerne handelt.

Der Winkel, den die erste und zweite Verlaufsrichtung miteinander machen, ist ein wesentlich verschiedener je

[[1]) Das Ei ist in den Stadien der Figuren 6—9 oben stark eben und fast wagrecht abgeplattet; diese Abplattung entsteht jedoch, nach der blossen Erinnerung zu urtheilen, frühestens, etwa eine Stunde vor dem Beginne der Furchung, also zwei Stunden nach der Besamung, somit etwa erst zur Zeit oder kurz nach der Copulation der Geschlechtskerne. Es giebt also frühere Stadien (Fig. 10 und 11), in denen die Abplattung noch nicht vorhanden, aber die Copulationsbahn schon weit ausgebildet ist.]

nach der Lage der Sameneintrittsstelle. Ist der Samenkörper in der Nähe der Mitte des oberen Poles eingedrungen, so beträgt er einen rechten; je näher aber die Sameneintrittsstelle dem Aequator gelegen ist, um so mehr nähert er sich einem gestreckten Winkel, wie gleichfalls die Figuren 6—11 zeigen. Dieses so deutlich ausgesprochene Verhalten war eben die Veranlassung, die Bahn des Samenkörpers in der angeführten Weise in zwei typisch verschiedene Bahnstrecken zu zerlegen.

Die Länge der zweiten Verlaufsstrecke muss nach dem von der ersten Mitgetheilten gleichfalls von der Lage der Eintrittsstelle abhängig sein und mit deren Entfernung von der Mitte des schwarzen Poles wachsen.

Die Umknickungsstelle der Bahn in Fig. 11 bei seitlicher Eintrittsstelle des Samenkörpers bezeichnet meiner Auffassung nach den äussersten Rand der „Kernschicht“ [1]). Die Pigmentstrasse erstreckt sich an der Umknickungsstelle vom ersten zum zweiten Verlauf manchmal auch etwas nach der der zweiten Verlaufsrichtung entgegengesetzten Seite, und andererseits eilt sie dem Samenkörper manchmal etwas voraus. Letzteres sah ich indess blos in einigen wenigen Fällen, in denen die beiden Vorkerne einander schon sehr nahe waren, so dass man an eine gleichsam anziehende Wirkung des Eikernes auf die Pigmentsubstanz denken kann. Dies scheint um so mehr berechtigt, als sich in manchen Eiern eine zweite, aber nur kurze Pigmentstrasse findet, welche von der „Mitte“ des schwarzen Poles, also von der Ausstossungsstelle der Pol- [**181**] körper aus radiär in den weissen oberen Dotter sich erstreckt und daher vielleicht als „Pigmentstrasse des rückkehrenden Eikernes“ aufzufassen ist.

Die Lagerung des Eikernes angehend, so fand ich im **unbefruchteten** Ei ihn gewöhnlich etwas oberhalb des Centrums des Eies, im Mittel $^1/_5$ des Eiradius nach oben vom Centrum gerückt, sodass er also noch $^4/_5$ Radius von der Mitte des schwarzen Poles

[[1]) Nach der ausgezogenen Gestalt des „oberen“ weissen Dotters zu urtheilen, befand sich das Ei dieser Figur etwas in Zwangslage, und in ganz geringem Maasse war dies auch bei dem Ei der Figur 10 der Fall.]

entfernt blieb. Seine „Exaxialität" betrug gewöhnlich nur 1/30 bis 1/20 des Querdurchmessers des Eies, einmal aber fand ich sie auf 1/4 vergrössert.

Zur Zeit der Copulation dagegen befindet sich der Eikern stets in der 1/5 bis 1/4 Eiradius höher gelegenen „Kernschicht", zu welcher er also während der Befruchtung wieder aufgestiegen sein muss. Die Kernschicht muss man sich, nach den vorkommenden Variationen in der Lage der beiden Kerne während der nucleopetalen Bewegung des Samenkernes, als etwa 1/5 Eiradius dick vorstellen; und es wird in dieser Schicht der Eikern bald oberhalb bald unterhalb des Spermakernes gelagert gefunden.

Unentschieden muss es zunächst bleiben, ob nicht doch normaler Weise noch eine dritte normale Verlaufsstrecke des Samenkörpers resp. Samenkernes zu unterscheiden ist, oder ob die wenigen Fälle, in denen die zweite Strecke an dem Eikern vorbeiführte, als pathologische, sei es durch abnorme Widerstände oder Strömungen der Dottersubstanz bedingte, aufzufassen sind. Bei schiefer Zwangslage des Eies d. h. bei Fixation derselben in abnormer Stellung, sieht man sehr häufig die Pigmentstrasse eine dritte, rückläufige Strecke darbieten; und wenn auch diese zweite Biegung der Pigmentstrasse zum Theil erst nachträglich durch die Strömung hervorgerufen sein kann, so kann diese Erklärung bei genauer Beurtheilung der speciellen Strömungsverhältnisse doch oft nur für einen Theil derselben in Anspruch genommen werden; während es unzweifelhaft ist, dass der Samenkörper häufig durch die Strömung erfasst und von ihr zunächst am Eikern vorbeigeführt wird, so dass dann erst eine rückläufige Bewegung zur Copulation führt.

Ausserdem aber spricht in hohem Maasse für die directe nucleopetale Tendenz der zweiten Strecke die Beobachtung, dass in den allerdings nur seltenen Fällen von schiefer Zwangslage, wo der Samenkern auch am Ende seiner zweiten Bahn nur innerhalb einer schwachen Strömung zu verlaufen hat, diese zweite Strecke deutlich eine rein nucleopetale, manchmal der Strömung [**182**] direct entgegenlaufende Richtung darbietet, trotz der stattgehabten starken Umordnung der verschiedenen Dottersubstanzen, insbesondere

auch der Kernschicht; ein Verhalten, welches deutlich erkennen lässt, dass der *Spermakern nicht etwa der Spitze des „weissen oberen Dotters“ oder der ihr benachbarten Substanz der Kernschicht folgt*, welche letztere ja normaler Weise der Sitz des Eikernes und damit auch der Ort ist, gegen welchen die zweite Strecke des Samenkörpers gerichtet ist. Und da bei normaler Stellung des Eies das Vorbeigehen des Spermakernes am Eikern doch nur selten ist, so ist es wohl richtiger, dieses Vorkommniss auch unter diesen Verhältnissen als durch abnormale Umstände bedingt aufzufassen und *keine dritte Verlaufsbahn des Samenkörpers*, resp. seines Derivates des *Samenkernes*, als *normalen* Bestandtheil des Copulationsmechanismus anzunehmen.

Es scheint, dass die nucleopetalen Kräfte der Vorkerne in verschiedenen Eiern sehr verschieden sind, sowohl an Intensität und Ausdehnung wie auch in der Zeit, in der sie wachgerufen werden. Vielleicht auch kommt den nach Hertwig im Dotter vertheilten Theilen des Keimbläschens in manchen Fällen eine anziehende Wirkung auf den zum Spermakern modificirten Kopf des Samenkörpers zu.

In einigen Fällen war aus der Richtung der Längsaxe des Eikernes und aus der Anordnung der umgebenden Dottertheile zu erschliessen, dass auch der *Eikern eine*, wenn auch *nur kleine*, das Doppelte seiner Länge betragende [*gegen den anderen Geschlechtskern gerichtete*] *Bewegung vollzogen hatte*.

Ueber die *vollziehenden Ursachen* dieser beiden typischen Verlaufsrichtungen des Samenkörpers im Ei kann ich zur Zeit keine Angaben machen. Doch hoffe ich durch die Untersuchnng künstlich deformirter Eier und unter Berücksichtigung der Eventualität, dass *der Beginn der nucleopetalen Verlaufsrichtung vielleicht mit der Vollendung der Umwandlung des Kopfes des Samenkörpers zum Spermakern zusammenfällt*, einige Aufschlüsse gewinnen zu können.

Es sei noch erwähnt, dass auch von der *typischen Richtung der Penetrationsbahn Abweichungen*, zumal kleine, nicht selten vorkommen. Dieselben variiren bei verschiedenen Eiern um die typische radiäre Richtung als Mittellage nach beiden Seiten, treten aber, wie

es scheint, nur selten aus der Meridianebene der Sameneintrittsstelle seitlich heraus.

Als ein dritter besonderer Act wird vielleicht die Copulation [**183**] im engeren Sinne, die Vereinigung der bereits bis zur Berührung genäherten Kerne zu einem einzigen Kerne, sofern solche Vereinigung, entgegen den Beobachtungen VAN BENEDEN's an Ascaris megalocephala, beim Frosch vorkommt, einschliesslich der speciell für diese Vereinigung, oder richtiger für die nächste Theilung, nöthigen vorbereitenden Umänderung in der Structur und Beschaffenheit der noch isolirten Kerne, zu unterscheiden sein. Ueber die hierher gehörigen Vorgänge habe ich am Froschei keine sichere Kunde gewinnen können. Ich kann blos angeben, dass ich in einigen Fällen in dem Spermakern, als er dem Eikern schon sehr nahe war, Gebilde wie die Chromatinschleifen einer zerstörten Kerntheilungsfigur sah. Da die Präparate nicht für den Zweck derartiger Beobachtungen vorbereitet waren, so konnte ich keine Gewissheit darüber erlangen, ob hier analoge Vorgänge bei der Copulation sich in den Kernen abspielen, wie sie bei Ascaris megalocephala vorkommen, deren Kenntniss wir VAN BENEDEN verdanken.

Ursache der Coincidenz des Sameneintrittsmeridians mit dem Verlaufs- und dem Copulationsmeridian.

Wenn nun auch unsere Kenntniss der einzelnen Copulationsvorgänge und ihrer Ursachen noch sehr gering ist, so genügt doch die gewonnene Kenntniss der typischen Natur dieser Vorgänge wenigstens für unseren nächsten Zweck, für die Erklärung der in der Regel stattfindenden Coincidenz des Sameneintrittsmeridians mit dem Verlaufs- und dem Copulationsmeridian und ebensowohl auch für die Erklärung der gelegentlichen Störung dieser Coincidenz.

Da der Samenkörper zunächst radiär eindringt, so hat er die Richtung gegen die Eiaxe hin, er bewegt sich also innerhalb der durch die Eintrittsstelle und die Axe gegebenen „Meridianebene" des Eies[1]). Wenn er nun umbiegt, um direct dem Eikern zuzustreben,

[1]) Dieser Meridian könnte aber „schief" stehen und damit von dem der stets senkrecht stehenden ersten Furche abweichen müssen, sofern die Eiaxe

so wird er diese Ebene nicht zu verlassen brauchen, sofern der Eikern selber innerhalb dieser Axe gelegen ist.

Dies ist nun nach meinen Messungen allerdings gewöhnlich nicht genau der Fall; aber ich fand die Abweichungen meist so gering, blos $^1/_{15}$—$^1/_{20}$ des Eidurchmessers betragend, dass die dadurch entstehende Abweichung aus der Eintrittsmeridianebene in die Fehlerbreite unserer Beobachtungen fällt und daher nicht bemerkbar wird

Wir haben es ja beim Froschei mit einem blos 1,5 mm grossen, nur annähernd runden und auch im Innern nur annähernd mit Rotationsstruktur versehenen Gebilde zu thun, dessen Eiaxe also [**184**] gar nicht genau bestimmt werden kann. Die Pigmentstrasse des Samenkernes ist auch manchmal sehr dick und in ihrer braunen Substanz ungleich dicht, und stellenweise wie in Diffusion gegen den Nachbardotter begriffen, so dass ihre Mittellinie undeutlich wird. Dazu kommen noch die unvermeidlichen Fehler bei der beabsichtigten derartigen Einstellung des Eies auf dem Microtom, dass die Schnittebene parallel der ersten Furchungsebene liege. Uebrigens ist auch bei normaler Einstellung die Furchungsebene häufig gar nicht genau eine Meridianebene. Es kommen also eine grosse Zahl kleiner Abweichungen vor, die erst später, bei beabsichtigten Annäherungen zweiten Grades eingehende Berücksichtigung finden können.

Ist jedoch die seitliche Abweichung des Eikernes aus der Eiaxe eine grössere, wie es bei längerer Retention der Eier im Uterus in Folge verspäteter Brunst vorzukommen scheint und leicht erklärlich ist, so wird die seitliche Abweichung der zweiten Strecke aus der Meridianebene der Eintrittsstelle auch entsprechend grösser. Die Winkelgrösse dieser Ablenkung ist natürlich zugleich von der Entfernung

schief steht, wie es bei Rana esculenta der Fall ist, und sofern zugleich die „Eintrittsstelle“ des Samenkörpers seitlich von der durch die schiefe Eiaxe gehenden senkrechten Meridianebene gelegen wäre. Letzteres ist aber, wie wir sahen (s. S. 163), nicht der Fall, sondern die Eiaxe neigt sich mit ihrem oberen Ende gegen die Eintrittsstelle des Samenkörpers hin. Deshalb steht die durch die Eintrittsstelle des Samenkörpers und durch die schiefstehende Eiaxe gehende Meridianebene gleichwohl senkrecht und kann deshalb auch mit der senkrechten ersten Furche zusammenfallen, da sie in ihrer sonstigen Richtung übereinstimmen.]

abhängig, in welcher schon die rein nucleopetale Bewegung beginnt. Je grösser diese Entfernung, um so kleiner ist ceteris paribus dieser Winkel, wie die Figuren 12 und 13, Taf. V zeigen.

Ausnahmen von der Coincidenz können natürlich auch entstehen, wenn eine andere Abweichung von dem normalen Verlaufe der Copulation vorkommt, wenn, wie z. B. in dem ersten von mir beobachteten Falle, der Samenkörper nicht radiär, sondern stark seitlich aus der Eintrittsmeridianebene abgelenkt seine erste Bahn zurücklegt; ferner wenn die zweite Strecke aus unbekannter Ursache den Spermakern zunächst seitlich an dem Eikern vorbeigeführt hat; oder wenn besondere Kräfte die Kerne während der letzten Copulationsphase oder den durch sie gebildeten Furchungskern nachträglich herumdrehen, wofür wir weiterhin Beispiele kennen lernen werden.

Für die bisher erwähnten, bei normaler Stellung der Eiaxe vorgekommenen Ausnahmen war es also nicht nöthig an Ursachen der letzteren Art zu appelliren; sondern wir sahen im Gegentheil die erste Furchungsebene mit der Endstrecke der Verlaufsrichtung des Spermakernes gegen den Eikern zusammenfallen.

Da aber die Coincidenz der Furchungsebene mit den oben erwähnten Momenten sich in den Fällen stärkerer Abweichungen auf den letzten Theil der Bahn des Samenkörpers beschränkt zeigt (s. auch Nr. 27, S. 203), so sind wir berechtigt, die ersteren Theile, [**185**] wenn sie überhaupt einen bezüglichen Einfluss ausüben, so doch als minderwerthig gegenüber dem letzteren Momente aufzufassen und zu sagen:

Unter normalen Verhältnissen wird die „specielle Richtung" der ersten, stets senkrecht stehenden und durch den Mittelpunct des Eies gehenden „Theilungsebene" des Froscheies durch die Richtung der „Copulationslinie" der beiden Vorkerne bestimmt und steht derselben parallel oder geht durch diese Linie selber hindurch.

Zerlegen wir dies Ergebniss behufs Erörterung seiner speciellen Bedeutung, so sind zunächst zwei Componenten zu unterscheiden: Die Theilung des Furchungskernes und die Dottertheilung.

a) Richtung der ersten Theilung des Furchungskernes.

Für den Kern lautet der Satz:

Die Richtung der normalen ersten Theilung des „Furchungskernes" wird durch die Copulationsrichtung der Vorkerne bestimmt; die Theilung erfolgt in der durch die Copulationslinie gehenden „verticalen" Ebene.

Zerlegen wir zunächst diesen Befund des Weiteren.

Die Copulationsrichtung ist reell durch diejenige Linie gegeben, innerhalb deren sich die Massenmittelpuncte beider Vorkerne während der Copulation gegeneinander hinbewegen; dieselbe ist vorstehend als „Copulationslinie" bezeichnet worden. Da die „Theilungsstelle" eines körperlichen Gebildes nicht blos eine Linie, sondern eine Fläche darstellt, so fehlen bei gegebener Copulationslinie, in deren Richtung die Theilung erfolgen soll, für die Theilung noch zwei bestimmende Momente: die „Gestalt der Theilungsfläche", die genauere Richtung dieser Fläche. Die Gestalt der Theilungsfläche ist unter normalen Verhältnissen die der Ebene; der Nützlichkeitsgrund dieser Gestalt wird weiter unten im Zusammenhang mit anderen Erscheinungen, so weit es angeht, erörtert werden.

Da durch eine gerade Linie unendlich viele verschieden gerichtete Ebenen gelegt werden können, so muss noch ein besonderes Moment die fehlende zweite Richtung bestimmen. Die Entscheidung über diese specielle Richtung ist derart getroffen, dass die „Kerntheilungsebene" vertical steht. Es wird zu untersuchen sein, ob die bestimmende Ursache dieser Richtung im Kern selber liegt oder von der Lage der Dottertheile in irgend einer Weise abhängig ist. Es wäre denkbar, dass bei der ersten (und zweiten) Theilung innerhalb des Kernes derartig ungleich schwere Theile sich befänden, dass durch [**186**] die Wirkung der Schwere auf dieselben die Theilungsrichtung die senkrechte Richtung erlangte. Andererseits könnte z. B. auch eine besondere Tendenz der Kernspindel, sich in den längsten durch den Kern gehenden Durchmesser des Protoplasmas, des Bildungsdotters einzustellen, in Anspruch genommen werden, da zu dieser Zeit der wagrecht durch den Furchungskern gelegte Durchmesser

des Bildungsdotters in der That der grösste ist. Nur spricht gegen die Verwendung dieses Principes, dass ich an linsenförmig deformirten Eiern die erste Furche durch den Linsenäquator gehen sah (S. 303), so dass die Kernspindel sich also gerade nach der kleinsten Dimension des Bildungsdotters eingestellt hatte.

Die „Lagerung" der Kerntheilungsebene „im Raume" ist nicht immer durch die primäre Lage der Copulationslinie der Vorkerne gegeben, sondern diese Ebene fällt normaler Weise in eine durch die „Eiaxe" gelegte verticale Ebene, also in eine verticale „Meridianebene" des Dotters. Die räumliche Lagerung der Theilungsebene des Kernes wird somit vom Dotter bestimmt. Da die Theilungsebene des Kernes bei Halbirung der Masse desselben stets in der Mitte der Kernsubstanz gelegen ist, so ist also anzunehmen, dass der Kern mit seiner immanenten Copulationslinie dieser parallel, sei es vor oder erst während der Theilung, entsprechend im Dotter verschoben wird, wenn die Copulationslinie nicht die Richtung auf den verticalen Eidurchmesser hatte.

Für das weitere Verständniss ist es nöthig, uns über die Bedeutung einiger Verhältnisse des Kerntheilungsmechanismus klar zu werden.

Um Missverständnissen vorzubeugen, ist es zunächst erforderlich, sich den Unterschied in der Bedeutung der Bezeichnungen **„Theilungsrichtung"** und **„Sonderungsrichtung"** des Kernes klar gegenwärtig zu halten.

Da die „Theilungsfläche" einer Masse den „Ort" aller bei der Theilung stattgefundenen einzelnen Zusammenhangstrennungen bezeichnet, so ist die „Theilungsrichtung" durch die Richtung (genauer durch die Richtungen) dieser Fläche gegeben. Die „Sonderungsrichtung", reell vertreten durch die Axe der Kernspindel, giebt dagegen die Richtungen an, in [**187**] welcher die beiden Theilstücke von einander „entfernt" werden; was normaler Weise rechtwinkelig zur Theilungsfläche geschieht.

Da die Kerntheilung nicht nach dem Remak'schen Schema der einfachen Durchtheilung einer einheitlichen Masse erfolgt, sondern

einen complicirten, mit Spaltung vieler einzelner fadenartiger Gebilde verbundenen Mechanismus darstellt, so kann von einer „einheitlichen“ Theilungsfläche im eigentlichen Sinne nicht die Rede sein, sondern nur soweit, als das in mehrere Stücke zerlegte Kernmaterial vor der eigentlichen Theilung derart geordnet und die Theilung jedes Stückes derart vollzogen wird, dass in der That alle diese Theilungen dann in ein und dieselbe Ebene fallen. Es wird aber keine wesentliche Störung hervorrufen, wenn hiervon Abweichungen vorkommen.

Erscheint schon dadurch die Richtung der Theilungsebene als nicht das Wesentlichste für die Richtung der Kerntheilung, so spricht sich dies noch mehr dadurch aus, dass der Theilungsvorgang auch nicht mit der Anordnung der zu theilenden Substanz in dieser Ebene beginnt, sondern mit der Verlängerung des Kernes in der Sonderungsrichtung anhebt.

Die „Sonderungsrichtung“ ist also die primäre, wichtigere von beiden Richtungen. Indem bei der Vorbereitung zu diesem Sonderungsvorgang das Material symmetrisch zu einer rechtwinkelig zu dieser Richtung stehenden Ebene gruppirt wird, erhalten wir als wesentliches Gebilde die „Symmetrieebene der Sonderungsmechanismen“. Die „Theilungsebene“ fällt nun, sofern überhaupt alle Längsspaltungen der Schleifen in derselben Ebene erfolgen, die Schleifen also nicht verdreht oder verschoben sind, mit dieser Symmetrieebene der Sonderung zusammen.

Dies muss als sehr zweckmässig erscheinen, sofern man die Bedeutung der Kerntheilung nicht blos in einer einfachen mechanischen Zerlegung des Kernmaterials in zwei Stücke, sondern entsprechend der von mir aufgestellten Hypothese (S. 138 und 311) in einer qualitativen Sonderung desselben erblickt. Die specielle Art, wie die vielen verschiedenen Substanzen des Kernes qualitativ von einander gesondert werden sollen, kann je nach dem speciellen Falle eine sehr verschiedene sein, immer aber muss dafür gesorgt sein, dass das geschiedene, qualitativ bestimmte Material jeder Schleife der- [**188**] jenigen Sonderungsseite zugeführt wird, der es zugehört; und dies wird am sichersten geschehen können, wenn es schon vor

der Theilung dieser Seite vollkommen zugewendet ist; ist dies aber der Fall, dann wird die Theilungsebene mit der Symmetrieebene der Sonderung identisch sein. Obgleich somit diese „Symmetrieebene der Sonderung" von den beiden, in Qualität und Ursachen verschiedene Vorgänge bezeichnenden aber normaler Weise zusammenfallenden Ebenen die primäre und wichtigere ist, so wollen wir doch den bisher gebrauchten und allgemein angenommenen Ausdruck der „Theilungsebene" fernerhin für beide Vorgänge im Gebrauche bevorzugen, sofern es sich in der Erörterung nicht um den Sonderungsvorgang an sich handelt.

Der Nutzen des Umstandes, dass die Sonderungsmechanismen von einer Ebene aus nach entgegengesetzten Seiten hin wirken, leuchtet unmittelbar ein; denn es ist selbstverständlich, dass die sondernden Kräfte leichter zu einer „Ebene" bestimmt orientirt werden können, als zu einer gebogenen Fläche. Gegen diese Ebene nun könnten die sondernden Kräfte in verschiedener Weise wirken, z. B. derart schief, dass die Sonderung jederseits schief zu dieser Ebene vor sich geht. Dann müssten die Kräfte für die Ueberführung jeder einzelnen Chromatinschleife nach Grösse und Richtung besondere sein, und für jeden anderen solchen Sonderungswinkel müssten alle Kräfte neu normirt werden.

Bei „rechtwinkeliger" Stellung der Sonderungsrichtung zur Symmetrieebene der Sonderung dagegen können die Kräfte alle die gleichen und ihre Anordnung bei allen Kerntheilungen dieselbe sein; dieser gewöhnliche Mechanismus der Kerntheilung ist also der regelmässigste und darum der einfachste, leichteste und sicherste. Und es können bei Constanz dieses Richtungsverhältnisses alle Kerntheilungen mit einem und demselben „groben" Mechanismus vollzogen werden; natürlich abgesehen von den feineren intramolecularen Sonderungsvorgängen, welche je nach der Natur der qualitiven Materialscheidung die Qualitäten der Mutterkörner und Chromosomen in verschiedener Weise von einander sondern. Die für jeden solchen Individualfall nöthigen speciellen Sonderungseinrichtungen sind dann aber auf das Minimum, eben blos auf das In-

dividuelle des Falles beschränkt; und die „grobe Sonderung" die Ueberführung der einzelnen Theilungsproducte nach den neueren Centren geschieht mit Hülfe des obigen „*universellen Ueberführungsmechanismus.*"

b) Erste Theilung des Dotters.

[**189**] Für die Theilung des Zellleibes sagt unser Gesetz:

Die erste Theilung des Dotters erfolgt bei zwanglos gehaltenen Eiern gleichfalls in der „Richtung" der Copulation der Vorkerne. Hierbei treffen wir wieder auf denselben noch vorhandenen Mangel an Bestimmung. Es fehlt noch eine Bestimmung der Richtung, ferner die Bestimmung der Gestalt der Theilungsfläche und der räumlichen Lagerung derselben.

Die „Gestalt" der Theilungsfläche des Dotters ist (normaler Weise) gleichfalls die ebene; ob aus denselben Nützlichkeitsgründen wie beim Kern, ist nicht zu sagen; doch ist zugleich daran zu denken, dass hier eine einheitliche zusammenhängende Masse zu theilen ist, und dass die Ebene ceteris paribus die kleinste Trennungsfläche darstellt. Die reellen Theilungsursachen sind uns ebenso unbekannt wie bei der Kerntheilung. Die noch fehlende eine Bestimmung für die Richtung der ersten Dottertheilung ist wieder die verticale, aber nicht analog Pflüger's Auffassung in Folge einer geheimnissvollen „differenzirenden" Wirkung der Schwere, sondern blos in Folge der Einstellung der, wie ich direct nachgewiesen habe, ungleich specifisch schweren Dottertheile (s. S. 260). Dies ergiebt sich auch daraus, dass bei Zwangslage in abnormer Stellung des Eies die erste Theilungsfläche des Dotters, entgegen Pflüger's Angabe, häufig nicht ganz senkrecht, ja manchmal stark geneigt steht, und auch nicht ganz eben, sondern geknickt, gebogen oder windschief verdreht ist, weil die Umordnung der ungleich specifisch schweren Dottersubstanzen zur Zeit des Auftretens der ersten Furche oft noch nicht beendet ist. Die Lage der so in ihrer Richtung bestimmten ersten Dottertheilungsebene ist normaler Weise durch den Mittelpunct des Eies gegeben. Bei Zwangslage

kommen auch hiervon häufig Abweichungen vor, zumal wenn die zweite Furche zuerst entsteht. Die Ursache dieser Lage muss natürlich im Dotter selber liegen, um so mehr, als diese Ebene nicht durch die Kerntheilungsebene schon gegeben ist, sondern als im Gegentheil der Kern mit seiner immanenten Theilungsebene derart verschoben wird, dass diese seine Theilungsebene in den ihr parallelen Meridian des Dotters gelangt, welcher Meridian eben zur Theilungsebene des Dotters wird.

3. Ursachen der Coincidenz der Richtung und der Lage der „Kerntheilungsfläche“ und der „Dottertheilungsfläche“.

[**190**] Da „bei normaler Stellung“ des Eies die beliebig von mir bewirkte Copulationsrichtung mit der „Kerntheilungsrichtung“ zugleich die Richtung des verticalen Theilungsmeridianes des Dotters bestimmt, so ist letzterer also somit von ersterer abhängig [1]). Ob die „verticale“ Richtung der ersten „Kerntheilungsebene“ abhängig von der Einstellung der „Dottermassen“ ist, war zur Zeit nicht sicher zu sagen; [es ist aber wahrscheinlich, da die durch die Kernspindel bezeichnete „Sonderungsrichtung“ von der „Gestalt“ des Protoplasmas abhängt (s. S. 302 und 336)]. Dagegen konnte eine Abhängigkeit des Kerns von den Dottermassen sicherer bezüglich der Lage der Kerntheilungsebene zum Dotter angenommen werden; dies ist auch in seiner Nothwendigkeit unmittelbar verständlich. Für sich muss sich zwar der Kern innerhalb seiner eigenen Substanz theilen; und, so viel wir wissen, geschieht dies stets unter Halbirung, also in der Mitte derselben. Wenn aber ausserdem eine Theilung des Zellleibes vor sich gehen soll, so ist die Theilungsfläche des Dotters, als des grösseren, äusseren, aber gleichfalls sich ganz durchscheidenden Theiles natürlich in gewissem Sinne das Bestimmende; sonst müsste durch die Fortsetzung der Dottertheilungsfläche in anderer Lage zum Kern dieser eventuell nochmals mitgetheilt werden [2]).

[1]) Für abnorme Verhältnisse bei Zwangslage siehe S. 338 u. 404 u. f.]

[2]) Diese Ableitung der Abhängigkeit der Lage der Kerntheilungsfläche von der Lage der Dottertheilungsfläche ist „nicht zwingend“, obschon beide Flächen, damit der erwähnte Uebelstand vermieden werde, auch örtlich zusammenfallen

B. Functionelle Bedeutung der Bestimmung der ersten Eitheilung durch die Copulationsrichtung der Vorkerne.

Nach dieser Zerlegung des gewonnenen Gesetzes in seine einzelnen Bestandtheile und der Erörterung über die Bedeutung einzelner Mechanismen der Kerntheilung können wir nun zur Erörterung der wahrscheinlichen functionellen Bedeutung des Gesetzes, dass die Theilungsebenen des Kernes und Dotters in der Copulationsrichtung gelegen sind, übergehen.

a) Nutzen für die Theilung des Furchungskernes.

Man kann über die specielle Bedeutung der Copulation des Spermakernes und des Eikernes sehr verschieden denken; jedenfalls wird man annehmen, dass sie in irgend einer Weise wesentlich verschiedene Materialien zusammenbringt, bestehe auch die Verschiedenheit blos darin, dass im einen Kern die individuellen Eigenschaften des Vaters, im anderen die der Mutter potentia mit enthalten sind. Ferner ist unzweifelhaft, dass vor der Verschmelzung diese beiden Massen dicht aneinander gelagert sind.

Es könnte nun weiterhin eine „vollkommene" Vermischung der specifischen Substanzen des Eikernes und des Samenkernes stattfinden, sodass in der Anordnung der verschiedenen Kerntheile jede Beziehung zu der Richtung der Zusammenführung vollkommen aufgehoben würde. Dann würde weder ein mechanischer, noch ein Nützlichkeits-Grund vorhanden sein, zufolge dessen bei der danach eintretenden Sonderung eine bestimmte Beziehung zu der somit ganz ver-[**191**]wischten Zusammenführungsrichtung beider Kerne sich herstellen

müssen, sofern beide Theilungen zeitlich zusammenfallen. Es wäre wohl denkbar, dass das vielmal kleinere Kerngebilde gleichwohl, wie normaler Weise die Richtung, mit seiner Lage auch die Lage der Dottertheilungsfläche bestimmte (s. S. 411). Sofern aber, wie es meist der Fall ist, die Kerntheilung sich vor der Zellleibtheilung vollzieht, können die gebildeten Tochtersterne an beliebige Stellen des Zellleibes gebracht werden, ohne dass dadurch die Kerntheilung als solche alterirt wird; Kern- und Dottertheilungsfläche brauchen dann also nicht mehr zusammenzufallen; was aber nicht hindert, dass letzteres doch meist der Fall ist.]

sollte. Wenn trotzdem eine solche Beziehung sich ausspräche, so würden wir annehmen müssen, dass der Grund ein ausserhalb des Kernes, ein im Zellleib gelegener sei. Da wir aber einen solchen Grund nicht kennen, sondern im Gegentheil festgestellt haben (S. 366), dass die Theilungsebene in keinen constanten Richtungsbeziehungen zu den durch den Samenkörper hervorgerufenen Umordnungen des Dotters zu stehen braucht, so glaube ich diese Möglichkeit abweisen zu müssen.

Auf Grund der Thatsache aber, dass eine solche constante Beziehung zwischen der Copulationsrichtung und Kerntheilungsrichtung vorhanden ist, erhebt sich die Wahrscheinlichkeit, dass die Copulation zu keiner vollkommenen Vermischung geführt hat, sondern dass die Copulationsrichtung auch während der beginnenden Kerntheilung in der Anordnung der Substanzen nach der Art ausgesprochen ist, dass dadurch die Theilungsrichtung beeinflusst wird.

Das am Froschei festgestellte Gesetz führt also zunächst zu einer ähnlichen Vorstellung von den inneren Vorgängen der Copulation, wie sie VAN BENEDEN[1]) an Ascaris megalocephala gewonnen hat. Dieser ausgezeichnete Beobachter stellte fest, dass bei Ascaris megalocephala während der Copulation der, vier Chromatinschleifen enthaltenden Vorkerne sich je zwei Schleifen des Spermakernes und je zwei Schleifen des Eikernes zusammenordnen und sich, mit ihnen blos äusserlich vereint, dem Centrum der zugleich gebildeten Furchungskugel zu bewegen; und er nimmt an, dass auch vor oder bei allen späteren Theilungen keine Verschmelzung der beiderlei männlichen und weiblichen Materialien stattfinde.

Aber nicht blos aus dem negativen Grunde, dass bei vollkommener Vermischung der Kernsubstanzen eine feste Beziehung der Theilungsrichtung auf die ganz verwischte Copulationsrichtung widersinnig wäre, können wir eine „unvollkommene“ Vermischung der beiden Kernsubstanzen erschliessen; sondern mit dieser letzteren Annahme wird auch zugleich klar, warum die

1) ED. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'œuf et la Fécondation. Arch. de Biologie. T. IV. 1883. (Auch separat erschienen. Leipzig 1883.)

erste Theilung gerade „in“ der Copulationsrichtung, nicht aber rechtwinkelig, oder in constanter Weise schief zu letzterer erfolgt, das soll heissen, welcher Nutzen dieser Einrichtung zukommt.

Wenn z. B. bei der Copulation gar keine Vermischung der beiden einander zugeführten Theile stattfindet, sondern jeder Theil sich für sich halbirt, und die eine Hälfte desselben mit [**192**] einer Hälfte der anderen Substanz auf dieselbe Seite geschafft werden soll, so ist es das Einfachste, dass die Theilung beider gleich in der Conjugationsrichtung erfolge; und zwar aus dem Grunde, weil dann keine nachträgliche Umordnung der Substanzen nöthig ist, denn die Theilstücke liegen dann gleich von vornherein dem neuen Ziele zugewendet, wie Fig. 14 auf Tafel V zeigt. (Darin, sowie in den folgenden fünf Figuren, bezeichnen die mit Feder-Fahnen versehenen Pfeile die Copulationsrichtung, a b die Theilungsebene der beiden bis zu halbkugeliger Abplattung einander genäherten Kerne, die Pfeilspitzen dagegen die „Sonderungsrichtung“ (s. S. 385); in allen Figuren sind in den beiden Kernen dieselben Arten von Kernsubstanzen angenommen, wie sie in Fig. 14 dargestellt sind, d. h. im einen Kern dunkelbraun und weiss, im anderen Kern weiss, sowie grob und feinkörnig bezeichnete Substanz.)

Dies gilt in gleicher Weise, wenn bei der Copulation eine Vermischung der beiden Kernsubstanzen vor sich geht, sofern diese nur so unvollkommen ist, dass noch eine ungleiche Gruppirung der verschiedenen Kernsubstanzen längs der Copulationsrichtung bestehen bleibt (wie Fig. 15 zeigt).

Würde in diesen beiden Fällen die Theilung rechtwinkelig zur Copulationsrichtung erfolgen, also die „Sonderung“ in der Copulationsrichtung sich vollziehen (Fig. 16), so würde natürlich soweit die Vermischung unvollkommen war, die Wirkung der Copulation wieder aufgehoben. Stünde die Theilungsrichtung schief zur Copulationsrichtung, so würde der Effect sich aus den beiden erörterten Componenten zusammensetzen, und also eine theilweise Wiederaufhebung der vorher erst hervorgebrachten Vermischung sich als die Folge ergeben.

Soll, wie es normal geschehen muss, bei der ersten Theilung des Furchungskernes das Material beider Vorkerne qualitativ halbirt werden, so kann dies durch jede Ebene, welche durch die Copulationslinie" gelegt ist, geschehen, sofern das Material um diese Linie nach allen Richtungen hin gleich beschaffen ist. Ist letzteres nicht der Fall, dann muss es sich derart ordnen, dass es durch irgend eine dieser Ebenen so geschieden werden kann. Diese Ordnung muss beim Ausbleiben jeder Vermischung sich natürlich in jedem Kerne für sich vollziehen; bei stattfindender Mischung aber kann sie während der Vermischung vor sich gehen.

Soll das Material des durch die Copulation gebildeten Furchungskernes „qualitativ ungleich" getheilt werden, wie es z. B. bei schiefer Zwangslage des Froscheies geschieht, wo die zweite, die ventricaudale und die dorsicephale Seite des Embryo scheidende Furche häufig zuerst entsteht, oder wie es z. B. auch bei Ascaris [**193**] normaler Weise vorkommt, dann erweist sich wiederum unser Theilungsmodus als der beste, d. h. der einfachste. Hierbei soll nach beiden Seiten verschiedenes Material kommen. Alsdann sind wieder zwei principiell verschiedene Fälle zu unterscheiden, je nachdem bei der Copulation Vermischung der Materialien der Vorkerne erfolgt oder nicht.

1. Tritt gar keine Vermischung ein, so muss sich in jedem einzelnen Kerne das Material der richtigen Seite des Dotters zuwenden; so in Fig. 17, Taf. V von dem hellen Kern z. B. das grobkörnige und im dunklen Kern das braun pigmentirte Material nach derselben Sonderungsseite. Geschieht dabei die Sonderung rechtwinkelig zur Copulationsrichtung, wie in Fig. 17, erfolgt also die „Theilung" selber in der Copulationsrichtung, so vollzieht sich, wie man sieht, der Act wieder möglichst einfach, da die beiden Kernmaterialien alsdann ihrem Ziele schon zugewendet liegen. Sollte aber die „Theilung" rechtwinkelig zur Copulationslinie, die Sonderung also in dieser Linie erfolgen, so würde, wie Fig. 18 zeigt, der Effect der Copulation einfach wieder aufgehoben, auch wenn jedes der verschiedenen Materialien jedes Kernes sich der richtigen Seite zugewendet hätte.

Um diesen Effect zu vermeiden, müssten die beiden an einander

liegenden Schichten des braunen und des feinkörnigen Materiales erst ihren Platz total vertauschen, also die beiderlei Kernsubstanzen sich doch und zwar in bestimmter Weise vermischen, um zu der nöthigen Anordnung der Fig. 19 zu gelangen; und dies würde nicht ohne Zeit und Kraft kostende Umstände zu erreichen sein.

2. Wäre vorher eine *unvollkommene Vermischung* in der Copulationsrichtung vor sich gegangen, so würde sie bei dieser letzteren Theilungsrichtung wiederum soweit aufgehoben, als sie noch unvollkommen war, und nur bei der dazu rechtwinkeligen, ersteren Theilungsweise würde sie erhalten bleiben. Die Theilung in schräger Richtung zur Copulationsrichtung würde als eine entsprechende Combination der zweckmässigen und der unzweckmässigen Einrichtung aufzufassen sein.

So können wir also die *functionelle Bedeutung des Gesetzes*, dass die erste Theilung des Furchungskernes *normaler Weise in der Copulationsrichtung der Vorkerne erfolgt*, dahin definiren, dass *diese Art der Theilung bei einer anzunehmenden „fehlenden" oder „unvollkommenen Vermischung" der Substanzen der Vorkerne allein diejenige ist, welche keine in der Copulationsrichtung vor sich gegangene Aneinanderlagerung oder Vermischung der beiden Kernmaterialien wieder aufhebt.* Sie stellt somit den *besten* und, wie wir gleichfalls sahen, auch noch in anderer Hinsicht den *einfachsten, öconomischsten Mechanismus der Theilung durch Copulation verbundener, aber nicht oder nur unvollkommen vermischter Materialien* dar.

b) *Nutzen für die Theilung des Dotters.*

Nachdem wir so den Nutzen unseres Gesetzes für die *Kern*- [**194**] *theilung* soweit, als zur Zeit möglich, erörtert haben, fragen wir nun nach der *Bedeutung* des die Dottertheilung angehenden Theiles des Gesetzes; also was es bedeutet, dass *„normaler" Weise der Dotter des Froscheies sich in derjenigen verticalen Meridianebene theilt, welche parallel der Copulationsrichtung ist.*

Wenn der den Kern umschliessende *Dotter* derart *gleichartig beschaffen* und angeordnet ist, das er, wie es vielleicht beim

Ei des Seeigels der Fall ist, in jeder Richtung durch eine Meridianebene nicht blos quantitativ, sondern auch qualitativ halbirt wird, so ist kein innerer Grund vorhanden, dass diese Theilungsebene des Kernes nicht auch zur Theilungsebene des Zellleibes werde, sofern die Theilungsebene des Kernes überhaupt in einer Meridianebene des Dotters liegt. Wenn dies nicht der Fall ist, so kann der Kern entweder auf dem nächsten Wege dieser Richtung zugedreht werden, wobei also auch seine Theilungsrichtung im Raume gedreht wird; oder der Kern wird parallel seiner Theilungsebene seitlich verschoben, bis diese in die Richtung eines Radius gelangt ist. Welches von beiden weniger Kraft erfordert, lässt sich allgemein nicht angeben; denn dies wird voraussichtlich von dem Verhältniss der Winkelgrösse der nöthigen Drehung zur Grösse der nöthigen seitlichen Verschiebung, also zur Grösse des exaxialen Abstandes des Kernes von der seiner Copulationslinie parallelen Meridianebene abhängen.

Ist dagegen, wie beim Froschei, die Anordnung der verschiedenen Dottermassen zu einander derart ungleich, dass sie eine Rotationsstructur um blos eine Axe darstellt, dann wird bei der quantitativen und qualitativen Halbirung der ganzen Masse die Theilungsebene durch diese Axe gehen müssen. Sofern dabei die Copulationsrichtung die Axe schneidet, so ist es das Einfachste, dass die Theilungsebene des Dotters zugleich durch die Copulationsrichtung geht; dabei muss der Kern so weit um die Copulationsrichtung gedreht werden, bis seine „immanente Theilungsebene“, sofern er schon eine solche hat, ganz in die Richtung dieser durch die Copulationslinie bestimmten Meridianebene des Dotters fällt.

Steht der Kern excentrisch, und schneidet zugleich die Copulationsrichtung nicht die Axe, so werden die Verhältnisse complicirter, und wir vermögen nicht anzugeben, welcher Weg wohl mit dem geringsten Kraftaufwande zum Ziele führen würde.

[**195**] Ist die Rotationsstructur, wie es beim Ei der Rana fusca der Fall ist, derart aus ungleich specifisch schweren Theilen gebildet, dass die Schwerkraft die Axe vertical einstellt, dann ist bei Erfüllung unserer erwähnten Minimalbedingung der Drehung des

Copulationskernes um die Copulationslinie bis zum Zusammenfallen seiner imanenten „Theilungsebene" mit der gleichfalls durch die Copulationsrichtung gegebenen meridionalen, verticalen Theilungsebene des Dotters zugleich die erste „Sonderungsrichtung" des Kernes wagerecht gestellt.

Wir erkennen also auch in dem Verhalten der Dottertheilungsrichtung zur Kerntheilungsrichtung eine „einfachste" Einrichtung, welche sich den gegebenen Verhältnissen der Dotterstructur anpasst und die Theilung mit dem Minimum von richtenden und ordnenden Kräften vollzieht.

III. Beziehungen zwischen der Copulationsrichtung und der Richtung der ersten Furche, sowie der Medianebene des Embryo bei „Zwangslage".

Scheidet, wie es in Zwangslage[1]) häufig geschieht, die erste Furche nicht das Material für die beiden Antimeren des Embryo, sondern ungleiches Material, indem die physiologisch zweite Furche

[1]) Unter „schiefer Zwangslage" oder einfach blos unter „Zwangslage" ist verstanden, dass das Ei in einer Stellung fest gehalten wird, entweder die es von selber nicht eingenommen hätte, oder die es zur betreffenden Zeit ohne diesen äusseren Zwang nicht mehr behalten würde. Die erstere Zwangslage wird dadurch hergestellt, dass das unbefruchtete Ei mit seiner Eiaxe schief oder wagrecht oder mit dem schwarzen Pol ganz nach unten, auf die Unterlage aufgelegt wird, und dass danach durch entsprechend geringen Zusatz von Samen resp. Wasser, die Quellung der am Boden sich festsaugenden Gallerthülle so beschränkt wird, dass sich die letztere noch dauernd fort auf das Ei presst, in Folge dessen dasselbe sich nach Pflüger nicht drehen und sich also nicht entsprechend der Anordnung seiner ungleich specifisch schweren Eisubstanzen einstellen kann. (Am noch nicht oder erst wenig gefurchten Ei finden darnach aber durch die Schwerewirkung innere Umordnungen der ungleich specifisch schweren Substanzen in jeder Zelle statt (s. S. 262 u. 343) die natürlich um so unerheblicher für das ganze Ei sind, in je mehr Zellen dasselbe bereits zerlegt ist. Ob auch Verschiebungen der Zellen selber aus solchem Grunde entstehen, ist nicht bekannt, jedenfalls aber schwieriger.)

Wenn man den Zwang erst, nachdem die Eier sich gedreht haben, herstellt (s. S. 347 Anm.), kann man die Eier in ihrer anfänglichen natürlichen Einstellung fixiren, was ich als „gerade Zwangslage" bezeichnen will. Damit wird die normale spätere, bei der Gastrulation und bei der Bildung des Medullarrohres eintretende Drehung des Eies verhindert, und man erfährt so, wie der Urmund und das Rückenmark zur ursprünglichen normalen Stellung der Eiaxe orientirt sind (s. S. 325 Anm.).]

zuerst auftritt, so geht auch die Theilungsebene des Dotters häufig nicht durch die Mitte des Eies und steht noch nicht vollkommen senkrecht. Da die Beziehungen, die in diesen abnormen Verhältnissen noch zwischen der Copulationsrichtung und der ersten Theilungsrichtung des Kernes und des Dotters bestehen, uns einen weiteren Einblick in die Bedeutung und den Wirkungsumfang unseres Gesetzes thun zu lassen versprechen und zugleich eine gewisse Controlle der Richtigkeit der bisherigen Ausführungen ermöglichen, so schliesse ich gleich die Schilderung der bezüglichen Verhältnisse der Froscheier in Zwangslage mit „geneigter" Eiaxe an.

Bezüglich der Beziehung zwischen der ersten Furchungsebene und der Medianebene des Embryo bei schiefer Zwangslage des Eies macht Pflüger[1]) die Angabe, dass keine Beziehung zwischen erster Furche und der Medianebene des Embryo mehr bestehe, indem die Medianebene stets durch die einzige senkrechte Ebene, welche durch die schiefstehende Eiaxe gelegt werden kann, hindurchgehe, während die erste Furche in jedem beliebigen Winkel zu [**196**] dieser verticalen „Symmetrieebene der Einstellung", wie ich sie genannt habe, stehen könne. Born[2]) und ich (S. 328) haben dagegen gleichzeitig gezeigt, dass diese Angabe nicht zutreffend ist, indem sich deutlich ausspricht, dass die erste Furche vorzugsweise um die Symmetrieebene oder um die dazu rechtwinkelig stehende Verticalebene variirt; und ich habe dargethan, dass letzteren Falles die ihrer Bedeutung nach der normalen zweiten Furche entsprechende Furche zuerst gebildet worden ist, wie das auch sonst gelegentlich[3]), häufiger am Ende der Laichperiode, vorkommt.

Weiterhin beobachtete ich an in schiefer Zwangslage erhaltenen

[1]) Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryo. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXII, 1883.

[2]) G. Born, Biologische Untersuchungen. I. Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv f. microsc. Anatomie, 1885, Bd. 24, S. 335.

[[3]) Wenn man einen Klumpen Eier in die Samenflüssigkeit legt, ohne ihn sogleich auszubreiten, wenn in Folge dessen mehrere Lagen Eier übereinander auf dem Boden des Gefässes liegen, befinden sich auch bei reichlichem Zusatz von Wasser die Eier der unteren Lagen lange Zeit in Zwangslage und verhalten sich daher — soweit nicht zufällig einige derselben mit ihrer Eiaxe die richtige Einstellung beim Auffallen erlangt hatten — wie absichtlich in Zwangslage gebrachte und erhaltene Eier.]

Eiern, dass bei einer Mittelstellung der ersten Furche zwischen diesen beiden Prädilectionsrichtungen die Medianebene des Embryo deutlich nachweisbar nicht in der Richtung der „ursprünglichen“ Symmetrieebene der Einstellung gelegen ist, sondern gleichfalls wieder entweder mit der Richtung der ersten Furche zusammenfällt oder rechtwinkelig zu ihr orientirt ist, also mit der zweiten Furche zusammenfällt. Bei diesem Schiefstand der ersten Furche zur ursprünglichen Symmetrieebene der Einstellung des Eies sah ich dann nach Bildung der ersten und zweiten Furche eine „Umarbeitung der oberflächlichen Pigmentanordnung“ vor sich gehen (S. 327), welche das Pigment entweder um die erste Furche oder um die rechtwinkelig zu ihr stehende Verticalebene symmetrisch gruppirte. Ersteren Falles lag dann die Medianebene wiederum in Richtung der ersten Furche, letzteren Falles dagegen rechtwinkelig zu derselben.

Nur in blos 16% betragenden Fällen (s. S. 330) wich trotz scheinbar guter Erhaltung der Zwangslage die Medianebene von diesem Schema ab und fiel in keine der beiden ersten Furchen. Da aber die durch die Schwerkraft bedingte mechanische Tendenz zu Abweichungen durch Drehung der Gastrula bei Zwangslage eine sehr grosse ist, und wir die Sufficienz des Zwanges nicht genau zu beurtheilen vermögen, so sind diese Abweichungen, trotz aller von mir aufgewendeten Sorgfalt zur Vermeidung dieses Fehlers, doch vielleicht auf diese Fehlerquelle zurückzuführen. Aber wenn dies auch nicht der Fall wäre, so können wir bei unseren gegen- [**197**] wärtigen, auf Annäherungen ersten Grades gerichteten Bestrebungen diese selteneren Vorkommnisse einstweilen bei Seite lassen (s. Nr. 29, S. 608).

Es sei an dieser Stelle gleich noch erwähnt, dass die scheinbaren Ausnahmen auch darauf beruhen können, dass ich gleich wie Pflüger und Born die Lage der Medianebene des Embryo bei Zwangslage nach der Stelle der „ersten“ Anlage des Urmundes beurtheilt habe; dies geschah einmal auf Grund der Beobachtung, dass diese Stelle normaler Weise mit der Rückenfurche in denselben verticalen

Meridian, fällt und dass auch bei vielen controllirten Fällen von Zwangslage dasselbe der Fall war. Durch die Benutzung dieser ersten erkennbaren Organanlage wurde die Beobachtungsdauer um einen Tag abgekürzt und zwar um einen Tag, an dem die Tendenz zu nachträglicher Drehung des Eies an der Gallerthülle besonders gross wird. Es erscheint mir nun aber fraglich und besonderer Untersuchung bedürftig, ob in „allen" Fällen von „Zwangslage", besonders auch bei „schräger" Befruchtung (siehe S. 402), die Stelle der „ersten" Urmundsanlage mit dem Meridian der Rückenfurche und damit mit der Medianebene des Embryo zusammenfällt (s. Nr. 31, S. 267).

Bei starker „erzwungener" Neigung der Eiaxe wird stets diejenige Seite des Eies, nach welcher der schwarze, vorzugsweise den feinkörnigen Bildungsdotter enthaltende Pol geneigt ist, zur ventricaudalen Seite des Embryo.

Wir haben also zu fragen: Ist auch in diesen durch schiefe Zwangslage des Eies gegebenen und scheinbar sehr mannigfaltigen Verhältnissen die Copulationsrichtung des männlichen und weiblichen Kernes noch das Bestimmende für die Richtung der ersten Eitheilung und der Medianebene des künftigen Embryo? Oder spricht sich wenigstens deutlich eine Tendenz zu derartiger Wirkung aus, wenn auch vielleicht alterirende Momente gleichzeitig mit zur Geltung kommen? Ich habe mich bereits S. 338 in letzterem Sinne vermuthungsweise ausgesprochen.

Localisirte Befruchtung an in schiefer Zwangslage befindlichen Eiern.

Um Gewissheit zu erhalten, machte ich zunächst Experimente mit localisirter Befruchtung an künstlich in Schiefstellung erhaltenen Eiern.

1. Zuerst befruchtete ich Eier von Rana fusca mit annähernd wagerecht gestellter Eiaxe derart von der Seite, dass der Samenkörper ungefähr rechtwinkelig zur Symmetrieebene der Ein-

stellung eindringen musste. Mehrere in gleicher Weise localisirt befruchtete [**198**] und geeignet geschnittene Eier liessen erkennen, dass thatsächlich in diesem Falle der Samenkörper quer verlaufen und die Copulation in querer Richtung erfolgt war. Dasselbe ergab sich an einigen nicht localisirt befruchteten aber in schiefer Zwangslage erhaltenen, microtomirten Eiern, in welchen zufällig der Samenkörper seitlich von der Symmetrieebene der Einstellung eingedrungen war. All die zehn in dieser Weise localisirt befruchteten Eier bildeten die erste Furche in der Befruchtungsrichtung; die erste Furche stand also quer zur Symmetrieebene der Einstellung, und erwies sich auch durch die weitere Entwickelung, bei der die Medianebene des Embryo mit der Symmetrieebene zusammenfiel, als eine echte, physiologisch bezeichnet, zweite Furche. Das Resultat war also ganz so, wie ich es S. 338 vorausgesagt hatte.

Die Tendenz zur „Theilung des Furchungskernes in der Copulationsrichtung" ist somit so stark, dass es unter diesen Umständen leichter fällt, die ihrer „Qualität" nach „zweite" Furche „zuerst" zu bilden, als von dieser Tendenz zur Theilung in der Copulationsrichtung abzuweichen.

Während bei der normalen ersten Furche das Material für die beiden Antimeren des Körpers geschieden wird, das Kernmaterial also in jedem einzelnen seiner qualitativ verschiedenen Bestandtheile halbirt werden muss, so wurde in unseren Fällen davon abgewichen, und das Kernmaterial, zuerst ungleich, in die Masse für die ventricaudale und dorsicephale Seite des Embryo getheilt.

Ich hege die Vorstellung, diese Alteration der qualitativen Natur der Kerntheilung sei bedingt worden durch den Einfluss der auf beiden Seiten von der präsumptiven Theilungsrichtung liegenden ungleichen Dottermaterialien, von denen nach den im Beginne dieses Abschnittes mitgetheilten Beobachtungen die braunen Massen mehr der ventricaudalen, die weissen mehr der dorsicephalen Seite des Embryo in ihrer Lage entsprechen[1]) Diese Lagerungsbeziehung des Embryos zu den

[1]) In einem kritischen Referat (Biolog. Centralblatt, 1887, Bd. 7, S. 423) sage ich weiterhin hierüber: „Die directe Beobachtung ergiebt, dass die grössere Anhäu-

Eimaterialien ist jedenfalls nicht derart aufzufassen, als wenn nur die Zellen der ventricaudalen Seite des Embryo in ihrem Zellleib aus Bildungsdotter, diejenigen der dorsicephalen Seite dagegen aus Nahrungsdotter bestünden. Sondern die Beziehung ist wohl darin begründet, dass das Ei *„explicite"* schon einer „Blastula" entspricht, d. h. die Materialien zu derselben bereits vorräthig und entsprechend geordnet enthält, während das Material zur Weiterbildung derselben zur Gastrula, also zur Ausbildung der dorsalen Hälfte des Embryo nur erst [**199**] potentia nur *„implicite"* vorhanden ist und erst durch Wachsthum und Differenzirung „explicite" hergestellt werden muss (s. Nr. 23, S. 704). Deshalb sind vielleicht die Entwickelungsmechanismen derart eingerichtet, dass das Kernmaterial für die dorsicephale Körperhälfte bei den ersten Kerntheilungen gleich mehr der Seite des Nahrungsdotters zugeordnet wird.

Ich denke mir, der Einfluss dieser verschiedenen Dottermassen des ungetheilten Eies habe bei der nach unserem Gesetze bestehenden Prädisposition, das Kernmaterial vorliegenden Falles nach den beiden ungleichen Seiten hin zu sondern, bewirkt, dass die qualitative Natur dieser Kerntheilung derart wurde, dass jeder Dotterseite des Eies das ihr normal zukommende Kernmaterial zugeführt wurde, dass also die eigentlich als zweite zu vollziehende Sonderungsweise hier zuerst ausgelöst wurde: Ein sehr interessantes Beispiel directer Anpassung, resp. „prästabilirter Selbstregulation" und zugleich ein Zeichen der Ueberlegenheit der mechanischen Tendenz zur „Sonderung" nach der „rechtwinkelig" zur Copulation gelegenen Richtung über die gleichzeitig vorhandene Tendenz, das Kernmaterial zuerst qualitativ zu „halbiren".

Es ist nun weiterhin aber nicht wohl anzunehmen, dass das bei Zwangslage so häufige Zuerst-Auftreten der zweiten Furche immer

fung der protoplasmatischen dotterkörnerfreien Substanz, fast entsprechend dem Grade der Schiefeinstellung des Eies, auf der Befruchtungsseite des Eies sich findet. Wodurch trotzdem die Senkung dieser letzteren Seite bedingt ist, muss erst noch ermittelt werden. Bis jetzt kann Ref. blos mittheilen, dass er manchmal auf der Befruchtungsseite vorwiegend grosse, auf der anderen Seite oben vorwiegend kleinere Dotterkörner neben der protoplasmatischen Schicht fand (s. S. 374 Anm.).

durch das Eindringen des Samenkörpers an dem seitlichen Bezirk bedingt sein sollte; denn dieser Bezirk mag blos jederseits etwa ein Fünftel der zugehörigen Hälfte der schwarzen Hemisphäre betragen; während ich bei relativ geringer erzwungener Schiefstellung des Eies (s. S. 326) schon in 35% der Fälle reine Querstellung, in weiteren 18% die erste Furche innerhalb 20° dieser Stellung genähert fand. Nach Born's Beobachtungen (l. c.) ist das Verhältniss bei starker Neigung der Eiaxe ein noch grösseres.

Es müssen also noch andere in diesem Sinne wirkende Ursachen vorhanden sein. Dem entsprechend habe ich auch bei anderen Experimenten Querstellung der ersten Furche erhalten; sogar bei Befruchtung des Eies von der Symmetrieebene aus 4 mal von 11 Fällen, während in den anderen 7 Fällen die erste Furche in die Symmetrieebene fiel.

2. Bei „schräger" Befruchtung von einem etwa 45° seitlich von der Symmetrieebene gelegenen Meridian aus entstand einige Male (4 mal von 15 Eiern) die erste Furche in dieser schiefen Richtung; alsdann wurde aber während dieser und der nächsten Furchung die oberflächliche Pigmentordnung umgearbeitet, entweder symmetrisch zur ersten oder zur rechtwinkelig dazu stehenden [**200**] zweiten Furche (s. S. 327).

Wir können uns auf Grund der vorstehend mitgetheilten Thatsachen diese Erscheinung so erklären, dass die Copulation in diesen Fällen trotz der inneren Strömungen durch die Zwangslage in Richtung des Eintrittsmeridians erfolgt war und dass die mechanische Tendenz zur Theilung in der Copulations-Richtung so stark war, dass durch die Wechselwirkung zwischen den Dottersubstanzen und den Kerntheilungsproducten die Dottersubstanzen entsprechend der qualitativen Natur der Kernproducte umgeordnet und um dieselbe gruppirt wurden. Hierbei wurde aber wiederum von den verschiedenen Dottersubstanzen durch ihre Lage zu der immanenten Sonderungsrichtung des Kernes darüber entschieden, ob diese erste Kerntheilung eine qualitative Halbirung oder die qualitativ ungleiche Theilung für ventral und dorsal wurde. Eine qualitative Halbirung, also die Bildung einer physiologisch ersten Theilung wird

wohl entstehen, wenn die durch die Copulationsrichtung gegebene immanente Theilungsrichtung des Kernes der Symmetrieebene der Einstellung und damit der Dotterströmung näher stand, als der rechtwinkelig zu dieser Ebene stehenden Richtung. Letzteren Falles dagegen wird die Kernspindel mit ihren Enden wohl den ungleichen Dottersubstanzen zugewendet; und dies ist dann die Veranlassung, dass sich auch das Kernmaterial ungleich theilt und die physiologische zweite Furche, welche das ventricaudale Material vom dorsicephalen scheidet, zuerst entsteht.

Nach meinen Beobachtungen scheint blos die Wahl zwischen der physiologisch ersten Theilungsart und der ihr physiologischer Weise nächstfolgenden zu sein. Verwechselungen solchen Grades kommen ja auch bei späteren Furchungen, wie ich gezeigt habe, noch häufig vor. Dagegen scheint es nicht möglich zu sein, dass die vierte Furche, welche in dem vorstehenden Falle in Richtung und Qualität vollkommen der immanenten Theilungstendenz in der Copulationsrichtung und wohl annähernd auch der Anordnung des Dottermaterials entsprochen haben würde, zuerst hätte gebildet werden können. Ob vielleicht die obigen 16% Ausnahmen (S. 398), in denen die Medianebene des Embryo in keine der beiden ersten Furchungsebenen fiel, ausnahmsweise auf einem solchen grösseren Anachronismus beruhen, ist zur Zeit nicht zu sagen. (s. Nr. 29, S. 607 Anm.). In den früher mitgetheilten Fällen, in welchen die wagerechte, normaler Weise dritte Furche zuerst gebildet wurde, fand keine weitere Entwickelung statt.

[**201**] In der Mehrzahl der Fälle von schräg zur Symmetrieebene vorgenommener Befruchtung entstand aber die erste Furche nicht in der Richtung des verticalen Eintrittsmeridianes, sondern in der Symmetrieebene oder wiederum annähernd rechtwinkelig zu ihr.

Es ist nun zu ermitteln, was diese Abweichungen von der Norm, ingleichen wie auch die oben erwähnte Querstellung der ersten Furche bei Befruchtung innerhalb der Symmetrieebene bedeuten.

Alterationen des Copulationsmechanismus bei schiefer Zwangslage der Eier.

Um die letzteren Thatsachen zu verstehen, müssen wir uns eine Vorstellung von den durch künstliche Schiefstellung der Eier hervorgerufenen Alterationen des Copulationsmechanismus machen. Diese sind zum Theil unmittelbar durch die Schiefstellung des Eies selber bedingt.

1. Behandeln wir zunächst die Folgen, die aus der Stellung des „Eikerns“ bei Zwangslage sich ergeben.

Da der „Eikern“ zwar in der Eiaxe oder dicht neben ihr sich befindet, aber dem oberen Ende derselben stark genähert ist, so ergiebt sich aus der abnorm schiefen Stellung der Eiaxe schon eine Abweichung der ersten Furche aus dem „senkrechten“ Eintrittsmeridian, weil der Samenkörper, wenn er seine erste, annähernd radiäre Bahn zurückgelegt hat, und nun unter Umbiegung dem „Eikern“ zustrebt, den senkrecht durch die Eintrittsstelle gelegten Meridian verlassen und somit eine Richtung seitlich von ihm einschlagen muss; wenn schon, wie früher gezeigt, diese beiden Bahnen sich noch in demselben, durch die Eiaxe gelegten Meridian vollziehen. Dieser letztere, jetzt schief stehende Meridian ist aber nicht mehr von Bedeutung, da die erste Furche nicht ihm folgt, sondern auch bei Zwangslage (wenigstens annähernd) senkrecht steht.

Dieses Senkrechtstehen der ersten (und zweiten) Furche auch bei Zwangslage ist nun aber nicht als etwas für sich a priori Gegebenes, sondern als durch die Umordnungen der ungleich schweren Substanzen, welche durch die Schwere hervorgebracht werden, Bedingtes aufzufassen. Dies ist auch daran zu erkennen, dass die erste Theilungsfläche, wenn sie quer zur Symmetrieebene gerichtet ist, anfangs gewöhnlich noch stark schief steht, ja oft auch nicht einmal eben, sondern geknickt und windschief verdreht ist.

Wenn also die senkrechte Stellung der ersten Furche bei schiefer Zwangslage durch die inneren Substanzumordnungen bedingt ist, so kann man zu vermuthen geneigt sein, dass auch der Kern in gleicher Weise daran theilnehme, dass er daher ebenfalls mit

nach oben trete, sodass bei dem nucleopetalen Verlauf doch keine seitliche Abweichung des Samenkörpers eintrete.

Dies Verhalten prüfte ich an Eiern, welche 1½ bis 1¾ [**202**] Stunden nach der Befruchtung, also um die Zeit der Copulation der Kerne getödtet waren; sie rührten grösstentheils von den Versuchen des Collegen G. Born über die Wirkung der Schwere her und waren mir von demselben mit liebenswürdiger Bereitwilligkeit zur Durchsicht überlassen worden. Es zeigte sich, dass der Eikern in der That zur Zeit der Copulation sich manchmal schon in der neuen, senkrechten Eiaxe befand, während er aber in der Mehrzahl der Fälle noch erheblich zurückgeblieben war; so dass also durch diese exaxiale Stellung des Eikernes in der der That ein weiterer Theil der bei schiefer Zwangslage des Eies auftretenden Querstellungen der ersten Furche seine Erklärung findet.

2. Ausser der Beeinflussung der Stellung des „Eikernes" bei künstlicher Schiefstellung des Eies ist nun aber auch die Beeinflussung der Bahn des „Samenkörpers" durch die inneren Strömungen von Bedeutung. Diese inneren Umordnungen bestehen, wie Born (loc. cit.) gezeigt hat, in einer aufsteigenden Strömung des schwarzen Dotters und des von mir so genannten „oberen weissen Dotters" (des „hellen Innenfleckes" Born's) und in absteigender Bewegung des bei normaler Stellung „unteren" weissen Dotters, vorzugsweise auf der dem Aufsteigen entgegengesetzten Seite des Eies. Dazu kommt noch eine secundäre Bewegung, ein Wiederabsinken eines Theiles des aufgestiegenen braunen Dotters nach den Seiten und in der Richtung des absinkenden weissen Dotters, wohl bedingt durch das Nachdrängen erst später oben anlangender brauner Dottermassen. Für unseren gegenwärtigen Zweck kommt blos die ersterwähnte, aufsteigende Strömung des braunen und des oberen weissen Dotters in Betracht, und zwar nur in der Ausdehnung und Intensität, die sie bis zur Copulation der beiden Vorkerne, also bis 1½ oder 1¾ Stunden nach der Befruchtung bei Zimmertemperatur erlangt hat.

Der Samenkörper dringt auch hier zunächst radiär ein; sobald er aber in den Bereich dieser aufsteigenden Strömung kommt, wird er in der Richtung derselben abgelenkt und schlägt dann die Richtung der Resultirenden beider Bewegungstendenzen ein.

Liegt die Eintrittsstelle des Samenkörpers ganz „seitlich" von der Symmetrieebene und nahe dem Aequator, wie in den oben zuerst mitgetheilten Versuchen, so kommt er nur am Ende seiner zweiten, nucleopetalen Bahn in die Strömung, welche zugleich an dieser dem Centrum des Eies nahen Stelle nur schwach ist. Er [**203**] wird daher nicht wesentlich in seiner Richtung alterirt, sofern der Eikern noch nicht erheblich aufgestiegen ist.

Je näher aber die Eintrittsstelle des Samenkörpers der Symmetrieebene und der Mitte des schwarzen Poles liegt, um so früher und kräftiger wird er von der zu dieser Ebene parallel aufsteigenden Strömung erfasst und in ihr fortgeführt, so dass er an Stelle der nucleipetalen Richtung eine an dem Eikern vorbeiführende Richtung erhält. Erst, wenn der Spermakern dem Eikern schon sehr nahe ist und damit zugleich in die dem Centrum des Eies nähere, weniger stark strömende Schicht gelangt ist, tritt dann eine rein nucleopetale Bewegung ein, die meist quer oder schräg zur Strömungsrichtung und zur Symmetrieebene orientirt ist und häufig zugleich rückläufigen Charakter hat.

So bietet also die Führung des Samenkörpers durch die Strömung ein zweites Moment der Abweichung der ersten Furche aus dem verticalen Eintrittsmeridian des Samenkörpers und zugleich der Schiefstellung der ersten Furche zur Symmetrieebene dar. Und man kann darin eine neue Bestätigung der oben (S. 383) dargelegten Ansicht erblicken, dass weder die Lage der Eintrittsstelle, noch die Substanzen der Pigmentstrasse des Samenkörpers das Bestimmende für die „Richtung" der ersten Theilung des Dotters sind, sondern dass dies Moment in der „Richtung der Copulation" der Kerne zu suchen ist.

Indess bei genauerer Prüfung zeigt sich, dass letzteres Moment in den hier vorliegenden Verhältnissen doch nicht die einzige bestimmende Componente sein kann; denn die erste Furche steht bei schiefer

Zwangslage zu häufig fast rein quer; während wir für die Mehrzahl der Fälle zufolge dieses Moments nur eine Prädisposition zu schiefer Stellung der Copulationsrichtung aufgefunden haben. Es muss also noch ein die Schiefstellung zur reinen Querstellung umbildender Einfluss von irgend einer Seite ausgeübt werden. Die einfachste und nach den früheren Beobachtungen und Ausführungen naheliegendste Erklärung erscheint mir die, dass die durch die Strömung deutlich „bilateral-symmetrisch" geordneten Dottermassen derart „drehend" auf den in seiner, blos annähernd querstehenden Copulationsrichtung sich zu theilen tendirenden oder beginnenden Furchungskern wirken, dass diese Richtung vollkommen quer steht, wonach die Theilungsproducte innerhalb der Symmetrieebene der schwarzen und weissen Dotterhälfte zugeführt werden.

[**204**] Dass bei solchem annähernden Querstand der Theilungsrichtung die eigentlich zweite, das Material für ventricaudal und dorsicephal sondernde Furche in Folge der Beeinflussung der Theilungsqualität des Kernes durch die Umordnung der umgebenden verschiedenen Dottermassen entsteht, haben wir oben schon in einfacheren Fällen constatirt. Das Neue ist hier nur, dass diese Dottermassen zugleich „drehend" auf die Theilungsspindel oder auf den Furchungskern wirken; während umgekehrt die Richtung dieser Spindel auch umordnend auf die Dottermassen wirken kann. Warum bald dies, bald jenes eintritt, ist nicht sicher zu sagen; aber es ist klar, dass wenn eine von beiden Richtungstendenzen stärker oder fester ist als die andere, sie die schwächere veranlassen wird, sich mehr nach ihr umzurichten. Wahrscheinlich finden bei solcher Wechselwirkung stets beiderseitige Ablenkungen statt, von denen sich aber die geringeren unserer Wahrnehmung entziehen (s. S. 303, 327, 339).

IV. „Concurrenz" der Wirkung der „Befruchtungsseite" und der künstlichen Senkung des braunen Dotters auf die Bestimmung der „ventricaudalen" Seite des Embryo.

Ich habe nun noch einige weitere Experimente gemacht, um die Concurrenz der Wirkung der Befruchtungsseite und der durch die

Zwangslage hervorgebrachten typischen Anordnung der Dottermassen auf die Bestimmung der ventricaudalen Seite des Embryo, sowie auf die Theilungsrichtung des Dotters zu ermitteln.

Zunächst befruchtete ich Eier, welche in noch nicht ganz wagerechter Stellung der Eiaxe fixirt waren, deren schwarzes Ende der Eiaxe also etwas nach aufwärts gewendet war; die localisirte Befruchtung geschah in der Symmetrieebene, und zwar von oben her, in der Nähe des Aequators, also auf der Seite des höher stehenden Weissen. Da nach meinen früheren Experimenten die „Befruchtungsseite" zur ventricaudalen Seite des Embryo wird (S. 355), während die Seite des höher stehenden Weissen bei Rana esculenta normaler Weise und im Falle schiefer Zwangslage bei allen Fröschen stets der dorsicephalen Seite des Embryo entspricht, so musste hierbei ein Widerstreit einander entgegensetzter Bildungstendenzen eintreten, der deutlich die Ueberlegenheit eines der beiden Momente bei dieser Eilage erkennen liess. Die Entscheidung fiel gegen das Ueberwiegen der Wirkung des Samenkörpers aus; die höchste Stelle des Weissen wurde stets zur dorsicephalen Seite des Embryo. Es ist indess nach meinen Erfahrungen an Rana esculenta, wo unter normalen Verhältnissen der braune Dotter auf der „Befruchtungsseite" stets sich senkte, auch wenn er ursprünglich auf dieser Seite ein wenig erhoben war, ersichtlich, dass der Sieg einer der beiden Tendenzen von dem Grade der Neigung der Eiaxe abhängt. [Bei schiefer Zwangslage entsteht die ventricaudale Seite des Embryo gleichfalls stets auf der Seite des tiefer stehenden braunen Dotters, und das Wesen des jetzigen Versuches bestand also darin, dass zuerst durch Zwangslage der braune Dotter nach der einen Seite gesenkt war und dass versucht wurde durch Befruchtung auf der entgegengesetzten Seite die Bildung der ventricaudalen Seite des Embryo dahin zu lenken.]

Das gemeinsame Resultat beider Versuche der localisirten Befruchtung und der Zwangslage ist also dasjenige, dass stets diejenige Seite des Eies, wo mehr „brauner" Dotter ist, zur ventricaudalen Seite des Embryo [**205**] wird. Dies geschieht nach Obigem deshalb, weil diese Masse bewirkt, dass bei der

Kerntheilung sich ihr das dieser Körperhälfte entsprechende Kernmaterial zuwendet, mag die betreffende Theilung nun als erste oder zweite vor sich gehen.

Wenn aber die Einstellung des Eies derart ist, dass die Eiaxe ganz oder annähernd senkrecht steht, so ist die Ansammlung des feinkörnigen Dotters um den Samenkörper gross genug, um stets diese Seite zur ventricaudalen zu machen.

[Wir können also sagen: Die Befruchtung bestimmt unter ganz normalen Verhältnissen dadurch die „Richtung" der ersten Furchungsebene und der Medianebene des Embryo „im Eileib", dass sie eine Abweichung der um die Eiaxe nach allen Richtungen gleichen Anordnung des Dottermateriales des unbefruchteten Eies bewirkt. Diese Anordnung des Dotters bewirkt, dass die erste Furche und die Medianebene des Embryo in die Symmetrieebene dieser Anordnung gebracht werden.

Die so hervorgebrachte Anordnung des Dotters bestimmt auch die caudale und cephale Seite des Embryo, indem die Seite des höherstehenden hellen Poles zur cephalen, die des tieferstehenden dunklen Poles zur caudalen Seite des Embryo wird.

Da diese Anordnung des Dotters leicht künstlich, durch schiefe Zwangslage, geändert werden kann (s. S. 382), so ist der Einfluss der Befruchtungszelle auf die genannten Richtungen leicht zu verwischen und durch den der schiefen Zwangslage zu ersetzen.]

[Das wesentliche Ergebniss also ist, dass das activirte unbefruchtete Ei einen um die Eiaxe nach allen Richtungen wesentlich gleichen Bau hat[1]) und dass erst die durch

[[1]) Dieser Bau des inactiven unbefruchteten Eies wird in Folge der Zwangslage der Eier im Mutterleibe, wie wir Seite 290 u. f. sahen, abgeändert, so dass es oft vor der Befruchtung nicht vorhanden ist. Wir ersahen aber an den schwimmenden Eiern von Rana fusca, dass nach der Besamung schon zur Zeit der ersten Berührung des Eies durch den Samenkörper diese typische Indifferenz wieder hergestellt wird, da jetzt die vorher schiefstehende Eiaxe sich senkrecht einstellte; so entsteht das typische activirte unbefruchtete Ei, mit dem wir in obigen Sätzen

die Befruchtung oder durch andere Momente hervorgebrachte Differenzierung in der Anordnung der Dottersubstanzen die Lage der Medianebene des Embryo „im Eileibe“ bestimmt wird.

Der Umstand, dass bei Abweichungen der intraovalen Bahn des Samenkörpers aus der verticalen Meridianebene der Sameneintrittsstelle die erste Theilung statt durch diese Ebene durch die davon abweichende verticale, der Copulationsrichtung folgende Ebene geht, könnte so gedeutet werden, dass die immanente Theilungsrichtung des Furchungskernes im Conflictsfalle ein stärker die Richtung der ersten Theilung des Dotters bestimmendes Moment ist als die nicht sehr grosse Differenzirung in der Anordnung des Dotters, welche durch den intraovalen Verlauf des Samenkörpers bedingt ist. Ob die Lage der Medianebene „innerhalb“ des Eikernes nach der Copulation, also „innerhalb des Furchungskernes“, auch so leicht durch äussere Einwirkung verändert werden kann, wie diejenige innerhalb des Eileibes, ist zur Zeit ebensowenig bekannt, wie es unbekannt ist, ob die ursprüngliche Lagerung des Materiales des Spermakernes nach der Seite des Sameneintrittes hin mit an der Bestimmung der Lagerung der Schwanzhälfte des Embryo nach dieser Seite hin betheiligt ist. Wir wissen beim Frosch überhaupt nichts von der Art der Vertheilung des Materiales des männlichen und weiblichen Kernes auf die Furchungszellen.]

Im nächsten Versuche wurde die künstliche Schiefstellung der localisirt befruchteten Eier blos $1^1/_2$ Stunden, also nur bis zur Copulation erhalten; dann wurden die Eier mit der Eiaxe senkrecht gestellt. Dabei ergaben sich jedoch dieselben Resultate in Bezug auf die Richtung der ersten Furche, wie bei forterhaltener Zwangslage, jedenfalls, weil die vor sich gegangenen Umordnungen nicht so rasch wieder vollkommen rückgängig gemacht wurden; ganz

rechnen. Nach ihm erst, mit dem Eindringen des Samenkörpers in den Dotter, bildete sich die definitive Schiefstellung der Eiaxe bei Rana esculenta, und noch später bei Rana fusca die typische Aufhellung der Eirinde an der der Befruchtungsseite gegenüberliegenden Seite aus, welche die Lage der künftigen Medianebene erkennen lassen.]

abgesehen von der Wirkung der in der oben geschilderten Weise in eine Prädilectionsbahn gelenkten Copulationsrichtung.

Lehrreicher ist der letzte Versuch, in welchem die Eier anfangs zwar senkrecht standen, aber nach der Copulation stark schief, bis fast zu wagerechter Stellung der Eiaxe, aufgestellt wurden. Hier ergab sich das interessante Resultat, dass die erste Furche stets durch die Symmetrieebene hindurchging, mochte auch der Samenkörper in dazu rechtwinkeliger Richtung eingedrungen sein und die Copulation sich in dieser Richtung vollzogen haben; und dass auch hierbei wiederum die Seite des höher stehenden Weissen zur dorsicephalen wurde, mochte auch die localisirte Befruchtung auf dieser selben Seite vorgenommen worden sein.

Wir ersehen also, dass eine starke, fast 90° erreichende Neigung des Eies, resp. die dadurch bewirkte bilateral-symmetrische Anordnung der Dottermassen eine ausschlaggebende Wirkung auf die Theilungsrichtung des Dotters hat. Man könnte vermuthen, dass sich diese Wirkung auch auf die Theilungsrichtung des Furchungskernes erstrecke, derart, dass die Coincidenz der Copulationsrichtung und der Theilungsrichtung desselben aufgehoben sei.

Dagegen spricht nun die von mir in mehr als 60 Fällen constatirte weitere Thatsache, dass bei „geringen" erzwungenen Schiefstellungen der Eiaxe bis im Maximum zu etwa 20° die Dottermassen entsprechend der durch die „Copulationsrichtung" gegebenen Theilungsrichtung umgeordnet wurden; und dass eher die zweite Furche zuerst gebildet, als dass von dieser Beziehung [**206**] abgewichen wurde (s. auch S. 361).

Eine neue Annahme ist aber überhaupt gar nicht nothwendig, da beide Beziehungen sich durch die oben S. 407 schon gemachte und begründete Annahme vereinen lassen, dass die durch die Zwangslage bilateral-symmetrisch geordneten Dottermassen einen „drehenden", bestimmt „einstellenden" Einfluss auf den Furchungskern, sei es schon während seiner Bildung oder nach derselben, ausüben; und dass dann der so eingestellte Kern, indem er sich in „seiner Copulationsrichtung" theilt, bewirkt, dass auch der Dotter sich in dieser Richtung theilt. Weniger möchte

ich folgern, dass etwa der bilateralsymmetrisch geordnete Dotter an sich eine Tendenz zur „Theilung" in der Symmetrieebene oder rechtwinkelig zu ihr habe und deshalb, als der grössere, den anderen umschliessenden Theil des Eies bewirke, dass auch dieser, der Kern, in der Theilungsebene des Dotters sich theilen müsse. Für meine Annahme spricht auch noch eine zuerst von AUERBACH[1]) an Ascaris nigrovenosa gemachte Beobachtung. Bei diesem Thier dringt der Samenkörper stets von einem spitzen Pol in das ovale Ei ein; und während der Conjugation drehen sich die beiden aneinander gepressten Kerne um 90°, bis ihre mittlere Verbindungslinie quer zur Längsaxe des Eies steht. Der Furchungskern theilt sich dann in dieser durch Drehung nachträglich quer gestellten Copulationsrichtung, entspricht also zugleich meinem Gesetz. Da hier aber ein typisches Verhalten vorliegt, so konnte man aus demselben nichts über die specielle Ursache der Richtung dieser Kerntheilung folgern. Nachdem es mir beim Froschei gelungen ist, das Ei, also auch den Dotter, in jeder von mir beliebten verticalen Richtung zur ersten Theilung zu veranlassen und als das bestimmende Moment eine directe ursächliche Beziehung zwischen der Copulationsrichtung und der Theilungsrichtung des Furchungskernes festzustellen, so kann man nun wohl diese Deutung auch auf den Fall von Ascaris übertragen. Durch die Ausdehnung auf ein wirbelloses Thier erhält dann das Gesetz einen gewissen Anschein allgemeiner Geltung, deren wirklicher Umfang indess nur durch bezügliche Untersuchungen an allen Thierklassen ermittelt werden kann.

Ergebnisse.

A. Unter **normalen Verhältnissen**, d. h. bei „zwangloser" Aufsetzung des normalen, nicht durch zu lange Verzögerung der Laichung veränderten Froscheies:

[**207**] 1. Das unbefruchtete Froschei enthält nur eine Hauptrichtung der künftigen Medianebene des Embryo schon bestimmt; diese ist durch die bipolare Anordnung des Dottermaterials gegeben

1) Organologische Studien 1873.

und bezeichnet in der Richtung der „Eiaxe" vom schwarzen zum weissen Pol die ventridorsale Richtung des Embryo.

2. Von den unendlich vielen, verschieden gerichteten Meridianebenen, welche durch diese Eiaxe gelegt werden können, wird diejenige zur Medianebene des Embryo, in deren Richtung die Copulation der beiden Vorkerne erfolgt.

3. Die Copulationsrichtung ist keine feste, gegebene, sondern kann durch „künstliche localisirte Befruchtung" in jeden beliebigen verticalen Meridian verlegt werden.

4. Die so beliebig gewählte „Befruchtungsseite" des Eies wird zur ventricaudalen Seite des Embryo, die entgegengesetzte zur dorsicephalen [1]) Seite.

Das Einzelne angehend ergab sich:

5. Die erste Theilung des durch die Copulation des Spermakernes und des Eikernes gebildeten Furchungskernes erfolgt in der Copulationsrichtung; die „Sonderung" der beiden Theilungsproducte von einander geschieht rechtwinkelig zur Theilungsrichtung.

6. Die functionelle Bedeutung des Zusammenfallens der Copulationsrichtung und der Theilungsrichtung des Furchungskernes besteht darin, dass nur in diesem Falle der Effect der Copulation bei der Theilung in keinem Antheile wieder rückgängig gemacht wird, sei dieser Effect nun blos eine bestimmte Aneinanderlagerung, oder eine wirkliche (aber unvollkommene) Vermischung der beiden Kernsubstanzen in der Copulationsrichtung. Ausserdem gewährt diese Theilungsrichtung die Möglichkeit einer „bestimmten" Sonderung der copulirten Massen mit einem Minimum von richtenden Kräften.

Das Zusammenfallen der Theilungsrichtung mit der Copulationsrichtung stellt somit den „einfachsten Mechanismus" der Theilung durch Copulation verbundener, aber nicht vollkommen vermischter Massen dar.

7. Die erste Dottertheilung erfolgt in der der Copulationsrichtung parallelen, durch die Eiaxe gehenden Meridianebene.

[[1]) Richtiger blos: „caudalen" und „cephalen" Seite (s. S. 348, 425 u. Nr. 23).]

8. Da die Copulationsrichtung beliebig gewählt werden kann, so darf aus den ermittelten constanten Beziehungen derselben zur [208] Theilungsrichtung ein directer Schluss auf die Ursache dieser letzteren Richtung gezogen werden, was an Eiern, wo die Sameneintrittsstelle eine vorher gegebene, also typische ist, oder wo die Theilungsrichtung schon durch die Gestaltung des Eies vorher vollkommen bestimmt ist, nicht statthaft ist.

Wir dürfen schliessen:

a) Die erste Theilungsrichtung des Furchungskernes wird „durch" die Copulationsrichtung der Vorkerne, und zwar in der Weise bestimmt, dass sie mit ihr zusammenfällt.

b) Damit wird auch die erste Theilungsrichtung des Dotters durch die Copulationsrichtung, und zwar in der Weise bestimmt, dass sie ihr parallel steht oder eventuell mit ihr zusammenfällt.

c) Die specielle Lage des Embryo im Eie wird durch die Befruchtungsrichtung des Eies bestimmt, und zwar wird diejenige Seite des Eies, durch welche der Samenkörper eingedrungen ist (die Befruchtungsseite), zur ventricaudalen [caudalen] Seite des Embryo.

9. Der Copulationsvorgang der Kerne vollzieht sich in zwei typischen, verschiedenen intraovalen Verlaufsrichtungen resp. -Bahnen des Samenkörpers: erstens in einer an die Durchbrechungsstelle der schwarzen Eirinde sich anschliessenden, annähernd radiären Richtung, welche den Samenkörper tief in das Ei, bis zur „Kernschicht" des Dotters führt (die „Penetrationsbahn"), zweitens in einer nucleopetalen Richtung, welche beide Kerne einander, vorzugsweise aber den Samenkern dem Eikern, innerhalb der „Kernschicht" des Dotters zuführt (die „Copulationsbahn").

B. Bei **Zwangslage der Eier mit schiefer Einstellung** der Eiaxe ergaben sich folgende Beziehungen:

10. Ist die erzwungene Neigung der Eiaxe gering, blos bis 20° betragend, sind oft noch die Regeln Ausschlag gebend, welche bei normaler Stellung bestimmend wirken.

11. Das Dottermaterial wird letzteren Falles derart umgeordnet, dass es symmetrisch zur ersten durch die Copulationsrichtung normirten Theilungsrichtung steht.

12. Die bei starker, 20—30° übersteigender Neigung der Eiaxe, durch die Wirkung der Schwere auf die specifisch ungleich schweren Dottersubstanzen erzeugte symmetrische Anordnung der verschiedenen Dottermaterialien wirkt derart auf die erste Theilung des Eies, dass die Ebene dieser Theilung meist [also nicht immer] zu der Symmetrie- [**209**] ebene in bestimmter Weise orientirt ist, indem sie entweder in dieser Symmetrieebene selber liegt oder rechtwinkelig zu ihr steht.

13. Auch in diesen Fällen erfolgt, soweit es nachweisbar ist, die erste Kerntheilung in der Copulationsrichtung der Vorkerne.

14. Die Stellung des Eikernes wird durch die Schiefstellung der Eiaxe, die Bahn des Samenkörpers wird durch die Strömung des Dotters derart beeinflusst, dass die Copulation häufig in annähernd quer gestellter Richtung zur Symmetrieebene der Schiefstellung des Dotters erfolgen muss. Daraus ergiebt sich schon eine entsprechend häufige „annähernde“ Querstellung der ersten Furche.

15. Da aber die erste Furche bei Zwangslage überwiegend häufig entweder „rein“ quer zur Symmetrieebene oder rein in Richtung derselben orientirt ist, so muss noch eine „drehende Wirkung“ des symmetrisch angeordneten Dotters auf den Furchungskern, während oder nach der Copulation, angenommen werden.

Diese Drehung ist als derart erfolgend zu denken, dass der Furchungskern mit seiner immanenten Copulationsrichtung entweder der Symmetrieebene parallel oder rechtwinkelig zu ihr gestellt wird, und zwar je nachdem die Copulationsrichtung einer dieser beiden Richtungen näher steht.

16. Findet die Drehung des Furchungskernes mit seiner Copulationsrichtung in die Richtung der Symmetrieebene des Dotters statt, so scheidet die erste Kerntheilung das Material der bei-

den Antimeren des Embryo; die erste Theilungsebene der Dotters wird damit zur Medianebene des Embryo.

17. Geschieht die Drehung des Furchungskernes derart, dass er mit seiner Copulationsrichtung rechtwinkelig zur Symmetrieebene des Dotters steht, so wird bei der ersten Kerntheilung das Kernmaterial, wie bei einer normalen zweiten Furchung, in solches für die caudale und cephale Seite des Embryo geschieden.

18. Bei starker zwangsweiser Schiefstellung der Eiaxe wird stets die Seite des gesenkten schwarzen Poles zur caudalen Seite des Embryo. Bei nur geringer Neigung der Eiaxe jedoch vermag auch im Widerstreit dieser Tendenz mit derjenigen der Befruchtungsrichtung (Regel 4 und 8 c) die Befruchtungsseite des Eies zur caudalen Seite des Embryo zu werden; dies aber nud dann, wenn die „Umordnung" des Dotters derart gelingt, dass zur Zeit [**210**] der zweiten Furche die Eiaxe mit ihrem schwarzen Pole nach der Seite des Samenkörpers geneigt ist.

19. Das erste ursächliche Moment für die Anlage der caudalen Seite des Embryo auf der Seite der Neigung des oberen Endes der Eiaxe ist [sei es bei Zwangslage oder bei normaler Stellung des Eies] in der Anhäufung bestimmten Dotters auf dieser Seite zu vermuthen, und dadurch vermittelt vorzustellen, dass dieser Anhäufung sich die der caudalen Seite des Embryo zugehörigen Substanzen des Furchungskernes bei dessen Theilung zuwenden.

Nach der Vollendung des Satzes vorstehender Abhandlung gelangte Herr College G. Born durch die Gunst des Zufalles in den Besitz der embryologischen Arbeiten G. Newport's, welche in den Philos. Transactions der Jahre 1850—54 vertheilt sind und eine Fundgrube bisher nicht bekannt gewordener ausgezeichneter Untersuchungen und wichtiger Ergebnisse darstellen. Ich nehme Gelegenheit, aus denselben sofort diejenigen Ergebnisse, welche auf meine früheren Arbeiten und auf die vorliegende Abhandlung Bezug haben, kurz nachzutragen. Sie finden sich in den nachgelassenen, von G. V. Ellis im

Jahre 1854 herausgegebenen Papieren NEWPORT's: Researches on the Impregnation of the Amphibia; and on the Early Stages of Development of the Embryo. (Third Series.) By the late GEORGE NEWPORT, F. R. S., F. L. S. Selected and arranged from the Authors M. S. S., GEORGE VINER ELLIS, Prof. of Anatomy in University College, London. Communicated by Sir JOHN FORBES, M. D., F. R. S. Philos. Transact. 1854.

G. NEWPORT hat schon gefunden, dass die erste Furchungsebene der Medianebene des Froschembryo entspricht, wie PFLÜGER und ich entgegen RAUBER neuerdings festgestellt haben. NEWPORT führte auch bereits an einigen Eiern localisirte Befruchtung aus, indem er die Eier mit einem in Samenflüssigkeit getauchten Stecknadelkopf berührte. Er beobachtete dabei, dass die erste Furche der Befruchtungsstelle sehr nahe lag, und dass der Befruchtungsseite des Eies die „Kopfseite" des Embryo entsprach. Wenn nun auch diese letztere Angabe nach meinen obigen Mittheilungen nicht zutreffend ist, so schliesst [**211**] sie doch bereits das richtige Ergebniss ein, dass der Embryo zur Befruchtungsseite eine „bestimmte" Lagerung hat. NEWPORT hat also in Bezug auf diese wichtigen Experimente die Priorität[1]), wenn schon seine Versuche noch nicht genügend zahlreich und nicht genügend variirt waren, um die Ergebnisse vollkommen sicher zu stellen. Diese wie auch manche anderen wichtigen Beobachtungen NEWPORT's scheinen bei seinen Zeitgenossen kein Verständniss gefunden zu haben

[1]) Da bei blossem Betupfen mit Samen stets Zwangslage des Eies entsteht und da diese Lage, wie PFLÜGER, BORN und ich gezeigt haben, allein schon zur Bestimmung der Richtung der ersten Theilung und der Schwanz- resp. Kopfseite des Embryo genügt, so musste geprüft werden, ob NEWPORT schon dies Moment gekannt hat. Denn wenn ihm dasselbe nicht bekannt war und er also nicht gleich mir besonders Sorgfalt darauf verwendete, das Entstehen und die Wirkung der Zwangslage direct zu vermeiden, so liegt es nahe, dass er beim Betupfen die noch nicht an der Unterlage haftenden Eier in eben derselben Ebene in der er befruchten wollte, etwas neigte, und danach ebensowohl wie durch localisirte Befruchtung durch Zwangslage zu demselben Resultat gekommen sein kann.

Herr College BORN hatte die Güte, von diesem Gesichtspuncte aus die bezüglichen Schriften NEWPORTS durchzusehen; und es ergab sich, dass NEWPORT die Zwangslage und ihre Bedeutung für die Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryo nicht gekannt hat. Es muss daher zweifelhaft bleiben, ob NEWPORT wirklich durch localisirte Befruchtung oder durch Zwangslage die Richtungen des Embryo bestimmt hat.

und daher ganz der Vergessenheit anheim gefallen zu sein; denn sie finden sich in keinem der bekannteren embryologischen Werke erwähnt. So ist es wohl gekommen, dass sie unfruchtbar für die Wissenschaft geblieben sind und erst wieder aufgefunden wurden, nachdem die ihnen entsprechende Forschungsweise methodisch in Angriff genommen und die Thatsachen selber auf's Neue ermittelt worden waren: Leider das gewöhnliche Schicksal vereinzelter, über den Vorstellungskreis der Zeitgenossen hinausgehender Leistungen.

Breslau, Februar 1887.

Erklärung der Figuren auf Tafel V.

Fig. 1—4. Schematische Darstellung der Lage der ersten Furche des Froscheies zur Pigmentstrasse des Samenkörpers.
Pig. = Pigmentstrasse des Samenkörpers.
F. = erste Furche.

Fig. 5. Meridianschnitt längs der Axe eines Eies von Rana fusca.
ob. w. = oberer weisser Dotter (feinkörnig).
br. S. = brauner Seitendotter.
c. br. = centraler brauner Dotter.
u. w. = unterer weisser Dotter (grobkörnig).
E. K. = Eikern.
K. Sch. = Kernschicht des Dotters.
m. br. R. = mittlere, s. obere braune Rinde (dünn).
s. br. R. = seitliche, s. untere braune Rinde.
w. R. = weisse Rinde.

Fig. 6—11. Schnitte durch Eier von Rana fusca parallel der ersten Furchungsebene.
Fig. 6 u. 7 bei fast mittlerer,
Fig. 8 bei halb seitlicher,
Fig. 9—11 bei dem Aequator nächster Lage der Eintrittsstelle des Samenkörpers.
Fig. 10 bei geringer, Fig. 11 bei stärkerer ursprünglicher Schiefstellung (Zwangslage) des Eies.
Pen. + Cop. = Pigmentstrasse des Samenkörpers.
Pen. = Penetrationsbahn } des Samenkörpers.
Cop. = Copulationsbahn } des Samenkörpers.

Fig. 12 und 13. Schematische Darstellung der Winkelgrösse der Ablenkung der ersten Furche von dem Eintrittsmeridian des Samenkörpers bei gleicher exaxialer Stellung des Eikernes aber ungleicher Länge der Copulationsbahn des Samenkörpers.

Fig. 14—19, siehe Text S. 392—94.

Nr. 22.

Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo.

Nr. V. Ueber die künstliche Hervorbringung „halber" Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen, sowie über die Nachentwickelung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte.

1888.

Mit Tafel VI und VII.

VIRCHOW's Archiv Bd. 114. Oktober 1888.

Inhalt.

Seite

Einleitung: Ueber die Selbstdifferenzirung des Eies 421

Von der Lage der „Befruchtungsseite" am Eie abhängige Gestaltungen des Embryo . 425

Versuche über die Wirkung der Zerstörung einer Eihälfte auf die Entwickelung des Eies 428

Versuchsmethode . 428

Conservirungsmethode 430

Ergebnisse der Versuche 432

I. Vorgänge an der „**nicht**" **operirten Eihälfte** 433

A. Entstehung „seitlicher" Halbbildungen, Hemipoeesis lateralis . 433

1. Semimorula verticalis 434

2. Semiblastula verticalis 435

3. Semigastrula lateralis 435

4. Hemiembryo lateralis 437

Anachronismen der Entwickelung 438

Seite
Semimedulla lateralis 439
Semichorda dorsalis lateralis 441
Anentoblastia, Anenteria 442
Asyntaxia medullaris s. Diastasis medullaris 443
B. Entstehung „vorderer" Halbbildungen, Hemipoeesis anterior . 444
Semigastrula anterior 445
Hemiembryo anterior 445
Hemitherium anterius 446
C. Einviertel- und Dreiviertelbildungen 446
D. „Obere" Theilbildungen 448
Semiblastulae superiores 448
Folgerungen: . 448
a) Selbstdifferenzirung der Furchungszellen 448
b) Bedeutung der normalen Furchung 450
c) Ursache der bilateralen Symmetrie 451
d) Unabhängigkeit der Zelltheilung von den Nachbarzellen . . . 452
e) Active Umordnung und Gestaltung der Zellen 453
f) Bedeutung der Abweichungen der Halbbildungen von der Norm 453
g) Mechanismus der Gastrulation 454
Satz der „Mosaikarbeit" 455
h) Anlagestelle der Chorda, des Medullarwulstes und des Mesoblast 456
i) Selbstloslösung der Chorda, Medulla, des Ento- und Ectoblast von einander . 457
k) Selbstgestaltung des Medullarrohres 458
II. Vorgänge in der „operirten" Eihälfte 459
A. Zersetzungs- und andere abnorme Vorgänge 461
1. Zersetzung des Dotters 461
Vacuolisation . 462
2. Abnorme Veränderung der Kerne 462
Normale Beschaffenheit der Kerne 462
Abnorme Kerngebilde 464
3. Demarcation und Verbindung beider Eihälften 467
B. Reorganisation der operirten Eihälfte 468
1. Erste Art der Reorganisation 469
a) Nucleisation der operirten Eihälfte 469
1. durch Kernbildung in loco 470
2. durch Nucleitransmigration 471
Pigmentanordnung bei der Kerntheilung 473
b) Nachträgliche Cellulation der operirten Eihälfte 475
Sonnenbildung 475
multiple simultane Cellulation 475
2. Zweite Art der Reorganisation 479
3. Dritte Art der Reorganisation 481

Seite
C. Postgeneration der „nicht gebildet gewesenen" Theile des Embryo 484
a) des Ectoblast 485
1. der seitlichen Halbbildungen 485
Bedeutung der Thatsachen 492
Wachsthum des postgenerirten Ectoblast durch Umdifferenzirung der Dotterzellen 495
Geschwulstkeime? 495
Störung der Richtung der Postgeneration 495—500
Postgeneration von der Medullarplatte aus 499
„Unterbrechungsfläche" 498
2. Postgeneration des Ectoblast der vorderen Halbbildungen 500
b) des Mesoblast 501
Störung seiner Differenzirungsrichtung 503
c) des Entoblast 504
d) Folgerungen aus den Thatsachen 507
Entwickelung durch abhängige Differenzirung 508
Unterschied der Vorgänge der Postgeneration und der normalen s. directen Entwickelung 510
Unterschied von den Vorgängen der Regeneration 511
Theoretische Erwägungen 513
Neue Möglichkeit der Entstehung von Doppelbildungen . 516
Zusammenfassung der Hauptergebnisse 518

Einleitung.

Ueber die Selbstdifferenzirung des Eies.

[**113**] Die nachstehend mitzutheilenden Untersuchungen schliessen sich innig an vier meiner bisherigen entwickelungsmechanischen Arbeiten an und setzen daher zum vollen Verständniss die Kenntniss wenigstens der Resultate dieser voraus. Da ich nun die Erfahrung gemacht habe, dass meine bisherigen Arbeiten schon vielen speciellen Fachgenossen so gut wie unbekannt geblieben sind, so erscheint es angemessen, dieser, zum Theil für einen weiteren Leserkreis bestimmten Abhandlung, die bezüglichen Resultate kurz vorauszuschicken.

Die folgende Untersuchung stellt einen Beitrag zur Lösung der Frage der „Selbstdifferenzirung" dar [s. S. 15], d. h. zur Ermittelung darüber, ob, eventuell wie weit das befruchtete Ei,

im Ganzen und in einzelnen Theilen desselben, sich für sich selbstständig zu entwickeln vermöge; oder ob im Gegentheil die normale Entwickelung nur unter „gestaltenden" Einwirkungen der Aussenwelt auf das befruchtete Ei, bezw. unter „differenzirenden Wechselwirkungen" der auf dem Wege der Zelltheilung (Furchung) von einander geschiedenen Eitheile auf einander sich zu vollziehen „vermag."

[**114**] Für das Ei im Ganzen löste ich die Frage, indem ich Eier so langsam in einer senkrechten Ebene rotiren liess, dass die Centrifugalkraft nicht einstellend auf sie wirkte, und die Eier nur fortwährend ihre Richtung zur Schwerkraft, zum magnetischen Meridian, sowie zur Licht- und Wärmequelle änderten; es ergab sich, dass dadurch die normale Entwickelung weder aufgehoben, noch alterirt, oder auch nur verzögert wurde. Wir schliessen daraus, dass die „typischen" Formenbildungen des sich entwickelnden Eies und Embryos zu ihrer Entstehung entsprechend gestaltender Einwirkung dieser äusseren Agentien nicht „bedürfen," dass also die „formale" Entwickelung des befruchteten Eies in diesem Sinne als „Selbstdifferenzirung" betrachtet werden darf (s. S. 276).

Indess bleiben doch noch einige Möglichkeiten von „äusseren" gestaltenden Einwirkungen, wenn auch nur sehr allgemeinen Charakters, die durch diesen Versuch nicht geprüft sind; zum Beispiel die von His[1]) gemachte Hypothese, dass manche Zellen eine Neigung haben, gegen diejenige Richtung hinzuwandern, von welcher her der Sauerstoff eindringt, so dass sie deshalb die Oberfläche des Keimes vergrössern. Ebenso ist es denkbar, dass die oberflächlich liegenden Furchungskugeln der Blastula und Gastrula nur deshalb allmählich an ihrer nach aussen gewendeten Fläche sich mehr und mehr abplatten, weil von aussen her Einwirkungen erfolgen, die ihre Umänderung zu fungirenden Epithelien veranlassen und damit ein mechanisches Bestreben zu möglichst dichtem Zusammenschliessen unter einander und zu möglichster Verkleinerung der nach aussen hingewendeten Fläche

1) W. His, Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo (Salmen). Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abth. 1878. S. 220.

hervorrufen, im Gegensatz zu ihrem früheren Bestreben möglichster Rundung jeder einzelnen Zelle. Diese Denk-Möglichkeiten werden noch auf ihre Realität zu prüfen sein. Und ebenso ist nicht zu übersehen, dass die Einwirkung äusserer Agentien die unerlässliche „Vorbedingung" der Entwickelung sein kann, wenn schon ihnen keine direct „gestaltende" Wirkung zukommt. So geht z. B. ohne eine gewisse Zufuhr von Wärme und später auch von Sauerstoff eine Entwickelung überhaupt nicht vor sich. Aber daraus darf nicht gefolgert werden, dass diese Agentien etwa bestimmten, welcher Theil des Eies [**115**] die Urmundsanlage [s. S. 322], oder die Medullarspalte, die Augen hervorbringe, oder dass sie die Ursache für die specifische Gestaltung der Theile seien, wenn schon bei abnormer Vergrösserung der Wärmezufuhr nach Panum, Dareste und L. Gerlach abnorme Bildungen resultiren.

So ist also die „formale" Entwickelung des befruchteten Eies, von einigen „allgemeineren Gestaltungen" abgesehen, als ohne äussere „gestaltende" Kräfte sich vollziehend erkannt, und wir haben daher die typisch gestaltenden Kräfte in dem Ei selber zu suchen; was der weiteren Untersuchung eine sehr angenehme Abgrenzung giebt.

Nach dieser Einsicht schien es mir nöthig, zunächst zu ermitteln, ob zur Bildung der normalen Gestaltungen in dem Ei alle oder viele Theile desselben zusammenwirken „müssen"; oder ob im Gegentheil die durch die Furchung von einander gesonderten Theile des Eies unabhängig von einander sich zu entwickeln „vermögen"; eventuell welchen Antheil jedes dieser beiden Principien, das der differenzirenden Wechselwirkung der Theile auf einander und das der Selbstdifferenzirung der Theile, an der normalen Entwickelung nimmt.

Im Sinne einer gewissen Selbstständigkeit der Entwickelung der einzelnen Furchungskugeln konnte schon, wenn auch nicht mit Sicherheit, die Thatsache verwendet werden, dass, wie von mir (Nr. 16) und kurz darauf von Pflüger für das Froschei gefunden worden war, die erste Theilungsebene des Eies bereits die Medianebene des künf-

tigen Embryo darstellt, so dass sie das Material der rechten und linken Körperhälfte scheidet; eine Thatsache, die unabhängig davon von VAN BENEDEN und JULIN[1]) für die Ascidien festgestellt wurde; und danach machte M. v. KOWALEWSKI[2]) Beobachtungen, welche auf ein gleiches Verhalten bei einem Knochenfische (Carassius auratus) hindeuten. Zugleich fand ich, was weiter unten zu verwerthen sein wird, dass die zur Medianebene des künftigen Thieres rechtwinkelig stehende, [**116**] normaler Weise erst als zweite auftretende Furche leicht schon als erste gebildet werden kann; und später gelang es mir, diesen Anachronismus künstlich hervorzurufen (s. S. 329 u. 400).

Ferner war bereits den älteren Autoren bekannt, dass die obere, schwarze „Hemisphäre" des Froscheies stets einer bestimmten Seite des Embryo entspricht, nach Angabe der Autoren der dorsalen Seite; nach PFLÜGER's und meinen Untersuchungen konnte jedoch diese Auffassung nicht mehr für richtig gelten; und neuerdings habe ich durch bestimmt localisirte Defecte am gefurchten Ei erwiesen, dass der mittlere Theil der schwarzen Hemisphäre des Froscheies, im Gegensatze zu der früheren Auffassung, das Material für die Oberfläche des Bauches des Embryo liefert [s. unten und Nr. 23 und Nr. 26, S. 32].

Ausserdem fand ich, dass auf dem Stadium der ersten Theilung des Froscheies auch schon die Kopf- und Schwanzseite des Embryo bestimmt und bei Rana esculenta, dem grünen oder Wasserfrosch, an einer Schiefstellung der Eiaxe auch bereits erkennbar sind; ein Verhalten, welches für die Ascidien wiederum selbstständig von VAN BENEDEN und JULIN und später von M. v. KOWALEWSKI (a. a. O.) für Carassius festgestellt wurde (ohne dass jedoch letzterer Autor Veranlassung genommen hätte, seine Vorgänger in der Ermittelung dieses fundamentalen Verhaltens an relativ nahestehenden Thierklassen zu nennen). Es ist zu erwähnen, dass bezügliche Beobachtungen sich bereits in dem 1854 veröffentlichten Nachlass von G. NEWPORT verzeichnet finden,

1) ED. VAN BENEDEN et CH. JULIN, La segmentation chez les Ascidiens et ses rapports avec l'organisation de la larve. Arch. de Biologie. T. V. 1884.

2) MIECZ. v. KOWALEWSKI, Ueber die ersten Entwickelungsprocesse der Knochenfische. Zeitschr. für wissensch. Zool. 1886. Bd. 43, S. 434.

welche indess keine Beachtung gefunden hatten und erst nachträglich wieder aufgefunden worden sind (s. S. 417). Weiterhin zeigte ich (Nr. 21), dass normaler Weise die Entscheidung über die Richtung der Medianebene und über die Lage der Kopf- und Schwanzseite des Embryo im Ei durch die Copulation des Samenkernes und des Eikernes getroffen wird, indem die Medianebene in der Copulationsrichtung verläuft und indem diejenige Hälfte des Eies, welche der „männliche" Kern bei der Copulation durchläuft, zur „caudalen" Hälfte des Embryo wird, während aus der entgegengesetzten Eihälfte die cephale Hälfte des Embryo hervorgeht. Der directe Causalnexus war da- [**117**] durch zu erkennen möglich, dass es mir gelang, jedes Ei von einem beliebig gewählten Meridian aus zu befruchten; während bei anderen Thieren, wo zwar auch die Befruchtungsseite des Eies mit einer bestimmten Seite des Embryo zusammenfällt, wo aber das Samenthier an einer typischen Stelle in das Ei eindringt, ein solcher Schluss nicht mit Sicherheit gezogen, sondern höchstens in Form einer Vermuthung geäussert werden kann [1]). So auch

[1]) Nach meinen bisherigen Untersuchungen sind beim Froschei „normaler" Weise folgende Gestaltungen in ihrer „Lage" durch die beliebig wählbare „Lage" der Befruchtungsstelle bedingt:

1. Der Samenkörper nimmt eine typische geknickte Bahn innerhalb der durch die Sameneintrittsstelle hindurchgehenden verticalen Meridianebene: innerhalb der „Befruchtungsebene".

2. Die Copulation der beiden geschlechtlichen Kerne erfolgt innerhalb der Befruchtungsebene.

3. Auf derjenigen Seite des Eies, welche der „Befruchtungsseite" gegenüberliegt, hellt sich bei Rana fusca die dunkle Hemisphäre in Form eines, der weissen Hemisphäre anliegenden halbmondförmigen grauen Saumes auf. Dieser Saum ist symmetrisch zu dem „Befruchtungsmeridian" orientirt. Beim grünen Frosch verschiebt sich gleichfalls, wenn vielleicht auch auf etwas andere Weise [durch innere Dotterumlagerung, welche eine Drehung des Eies bewirkt?], das Pigment derart, dass auf der gleichen Seite die helle Eirinde weiter heraufreicht.

4. Die erste Furchung erfolgt in der Ebene des Befruchtungsmeridianes.

[4a. Die erste Furchung beginnt oben am Ei und zwar zumeist deutlich an der der Befruchtungsseite gegenüberliegenden Seite des Eies, um von da oben gegen die Befruchtungsseite fortzuschreiten.]

5. Die erste Anlage des Urmundes erfolgt im Befruchtungsmeridian, und zwar

6. auf der der Befruchtungsseite gegenüberliegenden Hälfte des Eies, also auf derjenigen Seite (siehe 3), wo die helle resp. aufgehellte Eirinde höher heraufreicht und zwar bei Rana fusca, ungefähr an der Grenze des nachträglich aufgehellten Saumes.

beim Hühnerei, wo ein solches Be- [**118**] stimmtsein der Lage des Embryo zu den Axen des ganzen Eies schon lange bekannt war, wenn auch die sichere Beziehung der Medianebene zur ersten Furche und die genauere Beziehung dieser zur Copulationsrichtung noch fehlt. A. von Kölliker hatte schon vermuthet[1]), dass der schneller sich furchende Theil der Keimscheibe des Hühnereies zum späteren hinteren Theil des Blastoderma sich gestaltet, in welchem die ersten Spuren des Embryo entstehen; und His[2]) hat des Weiteren gezeigt, dass in der Keimscheibe des gelegten Hühnereies jeder Bezirk des äusseren Keimblattes einem bestimmten Theile des künftigen Thieres entspricht. Für die Hervorbildung dieser Theile aber nimmt His, im Gegensatz zur eventuellen „Selbstdifferenzirung der einzelnen Bezirke" mechanische Wechselwirkungen des Entstehungsbezirkes mit der näheren oder ferneren Nachbarschaft derselben an. Für zwei dieser Gebilde, für das Medullarrohr [s. Nr. 22, S. 144] und das Darmrohr konnte ich indess, durch Abtrennung ihrer Anlagen von deren seitlicher Umgebung, nachweisen (s. S. 244 u. f.), dass solche Wechselwirkungen mit der Nachbarschaft nicht nöthig sind; denn der Schluss derselben vollzog sich trotz Isolirung ihrer Anlagen und zwar sogar abnorm rasch. Danach haben wir die gestaltenden Ursachen für die Bildung dieser Rohre in den das Rohr zusammensetzenden Theilen zu suchen; und die Nachbarschaft setzt der Bildung derselben eher einen, erst allmählich zu überwindenden Widerstand entgegen. Aus diesen Ergebnissen ist natürlich nicht zu folgern, dass alle Organe ihre Form

7. Die seitlichen Urmundslippen entwickeln sich symmetrisch zum Befruchtungsmeridian.

8. Die beiden Medullarwülste und der ganze spätere Embryo werden symmetrisch zum „Befruchtungsmeridian" angelegt, also die Ebene des Befruchtungsmeridianes wird zur „Medianebene" des Thieres.

9. Die „Befruchtungsseite" des Eies wird zur caudalen Seite des Thieres.

Um Einblick in die dieser vielfachen Coincidenz zu Grunde liegenden Causalzusammenhänge zu gewinnen, habe ich mich, und zwar mehrfach mit Erfolg, bemüht, durch abnorme Bedingungen künstliche Trennungen dieser Coincidenzen hervorzubringen (s. S. 325, 408) und ich werde nicht unterlassen, anderweit darüber zu berichten (s. Nr. 32, S. 267).

1) A. Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879.

2) His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. 1874.

durch „Selbstdifferenzirung des Complexes der sie zusammensetzenden Theile“ erlangen; vielmehr ist solches erst von Fall zu Fall zu ermitteln, und für viele Formen, z. B. für die der Gestalt der Leber, Lungen (His, Braune), Knochen (A. Fick), für die Bahnen mancher Gefässe (G. Schwalbe) u. a. ist es ausser allem Zweifel, dass sie durch mechanische Wechselwirkungen mit Nachbartheilen hervorgebracht werden; wie ich denn auch durch Erzeugung einer künstlichen, [**119**] die deformirende Einwirkung überdauernden Rautengrube am Medullarrohr gezeigt habe (s. S. 249), dass der Embryo eine sehr hochgradige „vitale“ Anpassungsfähigkeit an passive Deformationen besitzt, so dass auch für die normale Rautengrube entsprechend der Annahme von His die principielle Möglichkeit solcher Entstehung erwiesen ist.

Ausser diesen Thatsachen sprechen auch zahlreiche Thatsachen der Pathologie: Dermoidcystome etc., die ich loco ultimo cit. zusammengestellt habe (s. S. 203), für die „Selbstdifferenzirung von Eitheilen“.

Doch nur das directe Experiment am Ei kann uns über den wirklichen Antheil der Selbstdifferenzirung der Theile des Eies an der normalen Entwickelung eine vollkommen sichere Aufklärung verschaffen; und ich habe schon vor Jahren[1]) mich in diesem Sinne bemüht und im Allgemeinen dargethan, dass Operationen am sich furchenden und gefurchten Ei, welche einen Substanzaustritt setzen, nicht Aufhebung der Entwickelung oder allgemeine Verbildungen des Embryo bewirken, sondern dass normal gestaltete Embryonen mit nur einem circumscripten Defect oder einer circumscripten Verbildung die Folge davon sind.

Um speciellere Kenntniss zu gewinnen, benutzte ich im Frühjahr 1887 den nach Abschluss zeitraubenderer Versuche (s. Nr. 23)

[1]) „Vorläufige Mittheilung über causal-ontogenetische Experimente“, Vortrag gehalten am 15. Febr. 1884 in der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Durch Versäumniss der Einsendung eines Referates meinerseits ist es bedingt gewesen, dass in dem betreffenden Jahresbericht der Schles. Ges. etc. überhaupt ein Vermerk über jenen Vortrag sich nicht vorfindet. Derselbe ist erst in Beitrag 1 zur Entwickelungsmechanik, Zeitschr. für Biol. 1885, veröffentlicht worden (s. S. 153—186),

verbliebenen Rest der Laichperiode zu geeigneten Experimenten, über welche ich im Folgenden berichten will[1]).

Wenn nun auch, wie sich zeigen wird, das Ergebniss derselben ein reiches war, musste doch manche wichtige Frage, welche bei einer weiteren Fortsetzung und nur geringen Abänderungen der Versuche leicht mit hätte entschieden werden können, vorerst noch unerledigt bleiben, so dass auch die vorliegende Abhandlung wieder nur eine „Abschlagszahlung" an das behandelte Thema der „Selbstdiffenzirung" darstellt.

Versuche über die Wirkung der Zerstörung einer Eihälfte auf die Entwickelung des Eies.

Versuchsmethode.

[**120**] Die Anordnung der Versuche war folgende:

Bei den ersten Versuchen wurden die Eier vom grünen Frosch,

[1]) Die Hauptergebnisse derselben wurden zuerst in der Section für pathologische Anatomie der Naturforscherversammlung zu Wiesbaden am 22. Sept. 1887 unter Demonstration noch nicht microtomirter Hemiembryonen vorgetragen; in Folge Aufforderung wurde der Vortrag mit der Demonstration in der vereinigten Section für Anatomie und Zoologie wiederholt. Die Präparate wurden nebst den Loupen herum gegeben und von den zahlreichen Anwesenden besichtigt (s. Tagblatt der Naturforschervers. S. 77, 78, 254, 272). Vergleiche Nr. 31, S. 248 und 260.] Der anatomische Anzeiger 1887, Nr. 25, brachte über diesen Vortrag folgenden Bericht:

1. „Herr W. Roux (Breslau) spricht über Selbstdifferenzirung der Furchungskugeln. Er verfolgte nach der Zerstörung einer der ersten beiden Furchungskugeln des Froscheies das Schicksal der überlebenden anderen Zelle. Dieselbe furchte sich, bildete eine Semimorula, dann eine Semiblastula, eine Semigastrula lateralis und schliesslich einen Hemiembryo lateralis. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung trat häufig Regeneration der ganzen bisher fehlenden Körperhälfte ein, so dass schliesslich ein normaler Embryo hervorging. Diese Regeneration vollzieht sich meist unter Auswanderung von Kernen aus der lebenden in die nicht entwickelte Hälfte und unter dadurch vermittelter secundärer Organisation dieser letzteren. In einigen Fällen blieb die Regeneration aus. Der Autor legte eine Anzahl entsprechender Präparate vor und fügte noch einige blos aus einer vorderen Hälfte bestehende Embryonen hinzu, die er durch Anstechen der zwei hinteren Furchungskugeln nach der zweiten Furchung hervorgebracht hatte. Auch zwei „Hemiembryones posteriores" [s. dagegen S. 447] waren nach entsprechend variirter Operation entstanden. Die aus der operirten Zelle ausgetretene Eisubstanz, das Extraovat, macht gleichfalls einige Stufen von Entwickelung durch (wie der Autor schon früher, Zeitschr. f. Biologie 1885, mitgetheilt hat). Eine ausführliche Publication wird nach Beendigung der microscopischen Untersuchung erfolgen."

Rana esculenta, in Glasschalen einzeln aufgesetzt, dann während der Bildung der ersten Furche in Bezug auf die Schiefstellung der schwarzen Hemisphäre und auf die Richtung der Furche abgezeichnet und danach eine der beiden ersten Furchungskugeln mit einer feinen Nadel ein- oder mehrmals angestochen. Darauf wurde die jetzige Stellung des Eies mit der Zeichnung verglichen, bei Abweichung eine neue entworfen, und es wurden die Orte der Anstichstellen, sowie die Lage der durch dieselben ausgetretenen Eisubstanzen (Extraovate) [s. S. 155 und 162] in die Zeichnung eingetragen.

Leider entwickelten sich die meisten Eier in diesen ersten Versuchen entweder gar nicht oder normal, trotzdem die angestochene Eizelle sich oft stark entleerte und durch Nachfluss von der Nachbarzelle wieder angefüllt wurde, so dass also jedenfalls ausser dem Substanzverlust noch eine sehr starke Umordnung der Eisubstanzen vorhanden sein musste. Ich konnte daher nur an wenigen Eiern die äusserlich sichtbaren Vorgänge nach der Zerstörung blos einer Furchungskugel beobachten.

Da an manchen der Eier, wie auch an den zu jedem Versuche angesetzten nicht operirten Probeeiern bereits vereinzelt Missbildungen auftraten, wie sie gegen Ende der Laichperiode sich einzustellen pflegen und von mir bereits früher kurz beschrieben worden sind [s. S. 159]; da also mit jedem Tag die normale Entwickelungsfähigkeit der Eier ganz aufhören konnte, so operirte ich jetzt grosse Massen nicht isolirter, sondern in der Schale beisammen liegender Eier nach Bildung der ersten Furche, um dann nach einigen Stunden oder am anderen Tage diejenigen auszulesen und gesondert aufzustellen, bei welchen sich die operirte Furchungskugel nicht gefurcht hatte. Manchmal trat auch während der Operation der ersten Eier schon die zweite Furche auf, und ich stach dann zwei der neben einander liegenden, oder blos eine der vier Furchungskugeln an.

Da selbst bei mehrfachem Anstechen einer Zelle mit der einfachen feinen Nadel trotz grosser Extraovate sich die Zelle oft noch normal entwickelte, so machte ich vom dritten Tage ab die Nadel heiss, indem ich eine Messingkugel als Wärmeträger an ihr anbringen liess

und diese Kugel entsprechend erhitzte. [**121**] Dabei wurde blos „ein“ Einstich gemacht, aber die Nadel gewöhnlich so lange im Ei gelassen, bis eine deutliche hellbraune Verfärbung der Eisubstanz in ihrem Umkreise entstand. Diese Substanz haftete dann beim Herausziehen der Nadel etwas an derselben und bildete auch hinterher noch einen breiten, schwach vorspringenden Kegel; ein Zeichen, dass sie fester geworden, also wohl halb geronnen war. In Folge dessen traten nun auch aus der Anstichstelle keine Extrovate mehr aus. Jetzt erhielt ich ein besseres Resultat; und zwar derart, dass bei etwa 20% der operirten Eier blos die unversehrte Zelle den Eingriff überlebte, während die Mehrzahl ganz zu Grunde ging und einige wenige, bei denen wohl die Nadel schon zu kalt gewesen war, sich normal entwickelten. Ich habe so im Ganzen über 100 Eier mit getödteter einer Hälfte zur Entwickelung gebracht und aufbewahrt; und davon wurden 80 ganz microtomirt. Von den für letzteren Zweck ausersehenen Eiern wurden von Zeit zu Zeit mehrere herausgenommen und getödtet, von den früheren Stadien: der Morula und Blastula mehr als von den späteren, schon mit speciellen Organanlagen versehenen[1]).

An den nicht operirten Probeeiern jedes Versuches wurde neben anderen Missbildungen gleichfalls, aber seltener, das Ausbleiben der Entwickelung einer der beiden oder einer der vier ersten Furchungskugeln beobachtet. Diese Eier wurden zum Vergleiche mit den operirten gleichfalls ausgelesen und auf verschiedenen Stadien conservirt und microtomirt. Dasselbe geschah auch mit Eiern, welche sich trotz der Besamung, d. h. trotz des Einlegens in die Samenflüssigkeit, nicht entwickelt hatten.

Da die Behandlung der Eier behufs der Conservirung und Färbung für die Befunde an den Kernen von Bedeutung ist und auch an sich manche Schwierigkeiten darbietet, so will ich auch darüber, soweit als für ersteren Zweck nöthig ist, und als ich in letzterer Hinsicht von den früheren Autoren etwas abweichende Erfahrung gewonnen habe, kurz berichten. Die Abtödtung geschah, in kleiner

[[1]) Genaueres über diese Methoden siehe Nr. 31.]

Abweichung von O. HERTWIG nach BORN durch Einlegen der Eier in Wasser statt von 100 blos von 80° C. während nur einiger Minuten, welche genügen, um nicht blos das Ei zu tödten und durch Gerinnung ziemlich widerstandsfähig, [**122**] sondern auch um die Gallerthülle leicht abschneidbar zu machen. Die Härtung und Aufbewahrung geschah nach BORN in 70- bis 80 %igem Alcohol, die Färbung an den ganzen Eiern nach O. SCHULTZE in Boraxcarmin mit Ausziehen in schwach salzsaurem Alcohol. Dann fand zum Zweck der Einbettung Uebertragung auf eine Nacht in Alcohol absol., einige Minuten in Toluol, mehrere Stunden oder nach Belieben auch Tage lang in altes verharztes dickes Terpentinöl statt. Aus letzterem auf Fliesspapier gebracht und durch Betupfen mit in Toluol getränktem Pinsel von dem oberflächlichen Terpentin befreit, wurden die Eier, welche dann vollkommen zum Zeichnen geeignet sind, trocken aufbewahrt. Aber man muss sich hüten, beim Abspülen zuviel Toluol zu verwenden, da sonst nicht genug Terpentinharz im Object bleibt, um dasselbe geschmeidig zu erhalten; nach der Verflüchtigung des Toluols werden die Eier sonst steinhart und sind dann entsprechend spröde beim Schneiden. Ist dies doch geschehen, wie es mir leider mit der Mehrzahl der in Wiesbaden auf der Naturforscherversammlung demonstrirten Präparate, in dem Bestreben, die Oberfläche recht vollkommen vom Terpentin zu reinigen, passirt war, so sind sie indess doch noch nicht ganz verloren. Sondern ich erweichte dieselben durch 2—3 tägiges Einlegen in eine 30%ige Lösung von kohlensaurem Kali, worauf sie auf's Neue entwässert und mit Terpentin getränkt wurden. Ein Theil derselben blieb unversehrt und erwies sich nach dem Schneiden bei der microscopischen Besichtigung auch innerlich ziemlich wohl conservirt; aber mehrere waren aussen bereits so stark erweicht, ehe auch das Innere genügend weich geworden war, dass sie bei den folgenden Manipulationen sich äusserlich abnutzten und ich blos noch Reste zum Schneiden zu verwenden hatte, welche indess glücklicherweise gerade noch die wichtigsten Stellen darboten.

Das Einschmelzen geschah in gesottenem Paraffin nach SPEE, welches bei 50° flüssig wurde; ich habe das Einschmelzen über Nacht gegenüber kürzer dauerndem, blos halbstündigem Einschmelzen für

besser befunden und auch von einer Steigerung der Temperatur auf 60° C. keinen Schaden gesehen. Die Gefahr des Hartwerdens der Eier finde ich nur im Toluol, welches sich total verflüchtigt, wonach dann, wie erwähnt, wenn nicht zugleich [**123**] eine andere Flüssigkeit oder weiche Substanz, wie das Terpentinharz oder Paraffin, eindringt, die Eier steinhart werden.

Die Erhaltung und Färbung der Kerne war in vielen der Präparate recht gut, und die mitotischen Gebilde daher gut zu sehen; in anderen scheinbar gleich behandelten, aber beim Tödten vielleicht doch zu sehr erwärmten Objecten war das feinere Structurdetail der Kerne nicht mehr recht erkennbar.

Die unten gemachten Mittheilungen über abnorme Kernformen sind schon ihrer Natur nach nicht auf etwaige Veränderungen durch die Behandlung der Eier zurückzuführen; und ausserdem fanden sie sich auch in solchen Präparaten, welche anderen Ortes recht gut conservirte normale Kerne zeigten. In manchen Embryonen waren trotz guter Conservirung der Structur der ruhenden Kerne so ausserordentlich wenig Kerntheilungsfiguren wahrnehmbar, dass ich mit Flemming annehmen muss, die Mehrzahl der bei der stetig fortschreitenden Entwickelung jedenfalls zahlreich stattfindenden Kerntheilungen wurde während des Abtödtens der Eier durch Erwärmen entweder zur Ruheform zurückgebildet oder rasch vollendet.

Ergebnisse der Versuche.

Die Versuche selber bestanden, wie angegeben, darin, dass nach dem Auftreten der ersten Furche am befruchteten Ei[1]) die (**124**] eine

[1]) Von J. Dewitz ist jüngst (Biolog. Centralblatt. 1887. S. 93) mitgetheilt worden, dass unbefruchtete Froscheier zur „Furchung" angeregt werden könnten und zwar durch Einlegung in Sublimatlösung. Die angekündigte ausführliche Mittheilung steht noch aus; gleichwohl ist diese Angabe schon unbeanstandet in verschiedenen Zeitschriften referirt worden. Ich versuchte dieselbe zu prüfen, indem ich unbefruchtete Froscheier in eine Reihe von 24 Schalen mit verschieden starken Sublimatlösungen (von 0,001—1,4 %) legte. In den schwächsten Lösungen entstand, soweit überhaupt, erst nach stundenlangem Liegen eine Trübung der Gallerthülle und des Eiwassers. Etwas stärkere Lösungen bewirkten in kürzerer Zeit grössere Trübungen der Gallerthülle und flockige Gerinnung des Eiwassers. Dagegen bemerkte ich bei 0,5 %iger Lösung, dass die Eier vielfach längs halber oder fast ganzer Meridiane aufplatzten, wobei entweder die Bruch-

der gebildeten beiden Zellen durch eine Operation geschädigt und so ihrer Entwickelungsfähigkeit beraubt wurde. Indem wir jetzt zur Mittheilung der Ergebnisse der Versuche übergehen, seien zunächst die Vorgänge, welche sich nach diesem groben Eingriff an der nicht operirten Eihälfte abspielten, dargestellt.

I. Vorgänge an der „nicht“ operirten Eihälfte.

A. Entstehung „seitlicher“ Halbbildungen, Hemipoeesis lateralis.

In vielen Fällen war an der nicht operirten Zelle keine Entwickelungserscheinung wahrnehmbar; vielmehr traten die früher von mir geschilderten Absterbeerscheinungen (s. S. 157), graue Verfärbung und Fleckenbildung, auf. In anderen Fällen machte diese Furchungskugel einige weitere Furchungen durch, um dann, wie gleichfalls a. a. O. geschildert, unter maximaler, bis zum Schwund der äusseren Furchen führender Abplattung der Zellen an einander, wiederum abzusterben. Auf Grund der sogleich zu schildernden dritten Art des Verhaltens sind wir berechtigt anzunehmen, dass in diesen ersteren beiden Fällen die äusserlich anscheinend unversehrt erhaltene Zelle doch mit von dem operativen Eingriff direct betroffen worden war und deshalb starb, nicht aber in Folge des Fehlens der Mitwirkung der anderen Zelle ihre Entwickelung eingestellt hatte.

Im dritten, bei den letzten Versuchen etwa 20% der operirten Eier erreichenden Falle lebte die nicht operirte Zelle weiter.

ränder scharf, leicht gezackt und körnig in Folge starker Gerinnung des Dotters waren; oder, wenn die Gerinnung zur Zeit des Aufplatzens der zuerst geronnenen und dabei geschrumpften Oberflächenschicht noch nicht tief genug eingedrungen war, so drang flüssiger Dotter in feinen Linien aus dem Spalt, um dann gleichfalls zu gerinnen. Gelegentlich standen solche Spalten auch annähernd rechtwinkelig zu einander und boten so bei flüchtiger Betrachtung ein den ersten Furchungen ähnliches Bild dar. In anderen Fällen erfolgte das Aufplatzen des Eies nicht in grössten Kreisen desselben oder überhaupt nicht in Kreislinien, sondern in unregelmässig schief zu einander stehenden Linien. Solche Gerinnungserscheinungen darf man jedoch nicht als „Furchungen“ und damit als vitale Vorgänge von ganz bestimmter entwickelungsmechanischer Dignität bezeichnen.

Man konnte dabei verschiedenerlei Folgen erwarten, z. B. dass abnorme Vorgänge sich abspielen würden, welche zu absonderlichen Formenbildungen führten; oder dass diese „eine“ Eihälfte, da sie doch eine ganze Zelle mit einem nach manchen Autoren (welche, entgegen meiner wiederholt und deutlichst ausgesprochenen Meinung (s. S. 311), in dem Mechanismus der indirecten Kerntheilung gleichwohl angeblich „me auctore“ eine „nur“ zur qualitativen Halbirung geeignete Einrichtung sehen) dem ersten Furchungskern in seiner [**125**] Qualität „vollkommen“ gleichen Kerne sich zu einem ganzen, nur entsprechend kleineren Individuum entwickeln werde. Statt derartiger Ueberraschungen geschah indess das Allerüberraschende: Die „eine“ Zelle entwickelte sich in vielen Fällen der Hauptsache nach zu einem normal gebauten „halben Embryo“, derart, dass blos im Bereiche der unmittelbaren Nachbarschaft der operirten Eihälfte kleine Abweichungen entstanden, welche in dem Abschnitte über das Verhalten dieser letzteren Hälfte mit zu erwähnen sein werden.

1. Semimorula verticalis. Durch fortgesetzte Theilungen der unversehrten Eihälfte wurde zunächst ein Gebilde hergestellt, welches den Namen einer **Semimorula verticalis** verdient, da es im Wesentlichen wie die verticale Hälfte einer Morula gebaut war. Diese Bezeichnung will besagen: es entstand ein halbkugeliges Gebilde, welches oben aus dichtgedrängten pigmentirten kleineren, unten aus nicht pigmentirten grösseren Zellen besteht [s. S. 156]. Indess, ein Bestandtheil der normalen Morula war bei den geschnittenen 11 Semimorulae verticales nicht ordentlich ausgebildet: nämlich die Furchungshöhle. Dieselbe hätte einen an der unentwickelten Hälfte anliegenden, annähernd halbkugeligen, von dicht aneinander geschlossenen Zellen begrenzten Hohlraum darstellen müssen. Statt dessen aber sind die Zellen innen blos locker gelagert und lassen mannigfache Zwischenräume zwischen sich; oder es ist ein grösserer, aber auch nicht scharf umgrenzter Hohlraum vorhanden, welcher durch eine Zellenlage auch von der unentwickelten Hälfte getrennt ist. Manchmal fehlt jede Andeutung von Hohlraumbildung, also selbst die lockere Lagerung der Zellen.

2. Semiblastula verticalis. Das zunächst folgende Stadium der Keimblase, der Blastula, ist formal durch keine scharfe Grenze von der Morula getrennt, da die Gestalt der Blastula aus der der Morula wesentlich durch weitere Zerkleinerung der Zellen und Vergrösserung der umschlossenen Höhlung hervorgeht unter allmählicher, aber bei den einzelnen Individuen ausserordentlich verschiedener Verdünnung des Daches der Höhle.

Diesem Stadium entsprechend habe ich mehrere **Semiblastulae verticales** vorgefunden und microtomirt. Von Interesse ist dabei, dass auf dieser Stufe der Binnenhohlraum sich bei der Mehrzahl durch dichtgelagerte Zellen wohl abgegrenzt [**126**] erweist, so dass im Vergleiche mit dem Verhalten der Semimorulae also eine nachträgliche Ordnung und dichte Zusammenschliessung der Zellen stattgefunden haben muss. Die so gebildete Blastulahöhle liegt einige Male ganz in der entwickelten Hälfte eingeschlossen, d. h. sie ist von der nicht entwickelten durch eine ein- oder mehrfache Zelllage getrennt (Taf. VI Fig. 1); einige Male grenzte sie direct an die annähernd ebene Abgrenzungsfläche der unentwickelten Hälfte; ein Mal aber setzt sie sich auf diese Hälfte fort (Fig. 2) und hat somit annähernd die Form einer vollkommenen Blastulahöhle erlangt, was aber wohl nur durch abnorm grosse Ausscheidung von Flüssigkeit seitens der sich entwickelnden Hälfte bedingt war. In einem Falle fehlt jede Andeutung einer Hohlraumbildung, indem die Zellen aller Orten dicht zusammengeschlossen liegen und so auch direct an die nicht entwickelte Hälfte grenzen.

3. **Semigastrulae verticales.** Von der nächst höheren Entwickelungsstufe, von der Gastrulation, hatte ich, wie ich glaubte, eine sehr grosse Anzahl von Halbbildungen conservirt. Nach dem Microtomiren zeigte sich aber leider, dass die Mehrzahl noch auf der Blastulastufe sich befand, und dass eine beginnende Gastrulation nur durch eine leichte Einschlagung des freien Randes der Semiblastula gegen die operirte Eihälfte hin bei der äusseren Besichtigung vorgetäuscht worden war. Ein anderer Theil dagegen bot in dem freien Randwulste bereits einer höheren Stufe zukommende Bil-

dungen dar, so dass ich unter den microtomirten Eiern nur über drei wirklich der Gastrulastufe entsprechende Halbbildungen verfüge.

Die normale Gastrula lässt bereits deutlich die Medianebene erkennen als diejenige durch den Mittelpunct des ganzen kugeligen Gebildes gelegte Ebene, welche zugleich den hufeisenförmigen Urmund und im Innern die sich an ihn anschliessende Urdarmhöhle symmetrisch theilt. Die Urdarmhöhle ist nach aussen bedeckt von einer dünnen zweischichtigen äusserlich dunkel gefärbten Platte, deren hufeisenförmiger Saum mit der anliegenden weissen Eimasse eben den Urmund formirt. Diese Platte lässt die dorsale Hälfte des Embryo hervorgehen, weshalb ich sie als „Dorsalplatte" bezeichnet habe. Die Mitte des hufeisenförmigen Saumes entspricht in ihrer Richtung der Kopfseite, die offene [**127**] Stelle des Bogens der Schwanzseite des Embryo. Später legen sich die beiden Hälften des hufeisenförmigen Saums der Dorsalplatte, in cephalocaudaler Richtung fortschreitend, aneinander, um mit einander zu verschmelzen. Die Medianebene des Embryo theilt den hufeisenförmigen Saum normaler Weise symmetrisch.

An den Halbbildungen dieses Stadiums ist es indess, wie erwähnt, wegen der Einschlagung des freien Randes der Hälfte ausserordentlich schwer, die bezüglichen Gestaltverhältnisse bei der äusseren Betrachtung genau genug wieder zu erkennen, um beurtheilen zu können, ob man eine seitliche, vordere oder hintere Semigastrula vor sich hat.

Fig. 3 auf Tafel VI stellt ein ziemlich altes Stadium dar, dessen Durchschnitt man geneigt sein könnte, auf einen Medianschnitt durch eine Semigastrula anterior zu beziehen. Da indess die Schnittrichtung nicht rechtwinkelig zur Abgrenzungsebene der entwickelten und der unentwickelten Hälfte, sondern ihr fast parallel geführt war, und da die Dorsalplatte fast in ganzer Länge vorhanden ist, so erweist sich das Bild doch als Durchschnitt durch eine **Semigastrula lateralis**[1]);

[[1]) Da Gastrula (von ἡ γαστήρ der Bauch), Blastula (von ὁ βλαστός der Keim), Morula (von τὸ μόρον die Maulbeere, Brombeere) Wörter griechischer Abstammung sind, so wäre es trotz der ihnen von Haeckel angefügten lateinischen Endung doch vielleicht angemessener gewesen, auch die Namen dieser Halbbildungen gleich denen der Embryonen griechisch zu bilden und zu sagen Hemigastrula, Hemiblastula und Hemimorula.]

eine Diagnose, die in der geistigen Integration aller Durchschnittsbilder ihre leichte und sichere Bestätigung findet. Das Urdarmlumen ist trotz seiner grossen Länge noch durchaus blos spaltförmig; das äussere Keimblatt, der Ectoblast, ist wohl abgesetzt gegen das innere Keimblatt, den Entoblast; die Blastulaflüssigkeit und damit die Blastulahöhle F ist noch erhalten, was normaler Weise um diese Zeit nicht mehr der Fall ist. Ihre an den mehr seitlichen Schnitten erkennbare Lagerung auf der der Dorsalplatte entgegengesetzten, also ventralen Seite des Eies (sowohl in der entwickelten wie unentwickelten Hälfte) bekundet deutlich die Unrichtigkeit der Auffassung der bisherigen Autoren, nach welcher die Seite der Blastulahöhle des Eies zur dorsalen Seite des Embryo werden soll.

4. **Hemiembryones laterales.** Die nächste Entwickelungsstufe bietet normaler Weise äusserlich die erste specielle Organanlage dar, die Anlage des Centralnervensystems in Gestalt der Medullarplatte mit ihren zu den Medullarwülsten erhobenen beiden seitlichen Rändern. Die Medullarwülste stehen im Bereiche des Kopftheiles anfangs in grossem Abstand einander gegenüber und nähern sich dann allmählich bis fast zur Berührung (Taf. VII. Fig. 1 u. 2). In diesem [**128**] Stadium führt der Keim bereits den Namen Embryo. Wir haben nun zu fragen, was die nicht operirten Eihälften diesem Stadium Entsprechendes gebildet haben.

Die Figuren 3—5 auf Tafel VII stellen drei der am normalsten ausgefallenen Bildungen von verschiedenen Graden der Ausbildung dar. Diese sowie noch vier andere entsprechende Gebilde, welche ich besitze, zeigen als Gemeinsames das Vorhandensein blos „eines“ Medullarwulstes, der aber in ganzer Länge gebildet und von nebensächlichen Abweichungen abgesehen normal gestaltet ist (s. S. 174).

Dabei muss ich erwähnen, dass schon normaler Weise die Formen des Medullarwulstes auch auf den verschiedenen Altersstufen keineswegs ganz stereotyp sich in der Weise wiederholen, wie sie von Ecker-Ziegler so schön modellirt und von späteren Autoren mehrfach abgebildet worden sind. Sondern es kommen hiervon ziem-

lich hochgradige, zum Theil bereits von O. Hertwig[1]) und mir beschriebene [s. S. 193] Variationen vor, von denen manche Rückschläge auf Vorgänge darzustellen scheinen, wie sie von Fischen her bekannt sind und welche wohl hauptsächlich nur auf Anachronismen in der Differenzirung und dem Wachsthum der verschiedenen Theile beruhen.

Solche Anachronismen zeigen sich auch in der relativen Verzögerung oder Beschleunigung der Entwickelung der einzelnen Keimblätter gegeneinander, so dass z. B. bei noch ziemlich indifferenten Medullarwülsten manche sonst normalen Embryonen im Mittelblatt, im Entoblast und in Chorda dorsalis schon Formenbildungen aufweisen, wie sie normal erst gegen den Schluss des Medullarrohrs vorkommen. Es ist in diesen Fällen also eine deutliche Verzögerung der Entwickelung im Bereiche des Ectoblast im Verhältniss zur Entwickelung der beiden andern Keimblätter vorhanden. Solche Variationen können leicht zu Streitigkeiten unter den Beobachtern Veranlassung geben, sofern einer derselben aus einem zu geringen Materiale allgemeinere Folgerungen ableitet. Auch in der Geschwindigkeit der Entwickelung der beiden „seitlichen" Körperhälften kommen Ungleich-
[**129**] heiten geringeren Grades vor und bieten dann den Vortheil dar, dass man zweierlei Entwickelungsstufen an demselben Object zu beobachten Gelegenheit hat.

Gegen Ende der Laichperiode, sowie bei ungenügendem Luftzutritt, treten solche auf Hemmungen bezw. Verzögerungen mancher Vorgänge beruhenden formalen Abweichungen häufig auf, werden aber oft im weiteren Verlaufe der Entwickelung wieder ausgeglichen.

Von den in Folge der obigen Operation erhaltenen **Hemiembryones laterales,** welche natürlich leicht als linke und rechte zu unterscheiden sind, habe ich sechs microtomirt. Die Besichtigung der Querschnitte erweist die Medullarplatte als blos halb vorhanden, was auf den älteren Stadien, wo schon der Medullarwulst gebildet ist

1) O. Hertwig, Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jena 1883. Taf. V. Fig. 5.

und eine typische Structur besitzt, besonders deutlich zu erkennen ist (Taf. VI, Fig. 4). Die typische Anordnung der Zellen des schon älteren Medullarrohres ist an manchen Präparaten schön ausgebildet, an anderen Stellen aber weniger ausgesprochen. Die älteren Embryonen zeigen im Kopftheil die Medullarsubstanz entsprechend verdickt und ausgestaltet. Der ursprünglich seitliche Theil des Ectoblast (das Hornblatt), welcher früher mit dem Seitenrande der Medullarplatte verbunden gewesen ist und bei der Bildung des Medullarwulstes mit ihm erhoben und der Medianlinie genähert worden ist, hat sich bei dem ältesten Embryo bereits von dem Medullartheil gesondert, obgleich hier keine Gelegenheit zur Verschmelzung mit einer gleichen Lage der anderen Hälfte gegeben ist, und ragt zunächst frei gegen diese andere unentwickelte Hälfte. Dieser freie Rand wie auch der dorsale Rand der **Semimedulla lateralis** sind ventral eingebogen, was auch an normalen Embryonen vorkommt.

Die Urdarmhöhle findet sich blos auf der entwickelten Hälfte ausgebildet und erstreckt sich gleichfalls nur bis zur Chorda. In ihrem Lumen ist sie öfter zu eng, noch spaltförmig; anderenfalls ist sie zwar etwas ausgeweitet, aber im Bereiche des Kopftheiles noch durch zu grosse Anhäufung von Dotter verengt. Der Entoblast zeigt sich normal beschaffen.

Als neu kommt dieser Phase normaler Weise die Ausbildung des Mesoblast und der Chorda dorsalis zu. Auch unsere „halben“ Embryonen haben diese Theile gebildet. Vom Meso- [**130**] blast habe ich kein Object der sehr kurzen Phase, in welcher über die Abkunft dieses Blattes Klarheit gewonnen werden kann. Es ist auf allen Präparaten schon vollkommen gesondert und zeigt in einigen Fällen ganz die normalen Querschnittformen und normale Anordnung der Zellen. An den älteren Embryonen ist die Scheidung in Seitenplatten und Ursegmentplatten im Gange oder schon vollzogen; am ältesten Embryo sind die letzteren bereits in die Ursegmente zerlegt. Es ist also die eine seitliche Hälfte des Mesoblast normal entwickelt worden (vgl. Taf. VI, Fig. 4, Ms).

Die Chorda dorsalis ist als medianes Organ von besonderem Interesse in Rücksicht darauf, ob auch sie blos halb oder etwa ganz gebildet worden ist.

Um dies zu beurtheilen, ist eine genauere Besprechung des normalen Verhaltens nöthig. Ihre vollkommene Absonderung von den drei anderen Blättern erfolgt in dem mehr caudal gelegenen Theile später als mehr cephal und zwar zuerst vom Ectoblast, dann vom Mesoblast, zuletzt vom Entoblast [1]). Gelegentlich ist in der Mitte noch eine Strecke der Chorda nicht ganz vom Entoblast gesondert, während sie weiter hinten schon vollkommen isolirt ist, um noch weiter hinten wieder ein jüngeres Stadium der Bildung darzubieten [2]). Sie ist an den Stellen ihrer vollkommenen Sonderung von rundem, oder ovalem, oder oblongem Querschnitt und zeigt an verschiedenen Stellen ihrer Länge sehr verschiedene Dicke, letztere im Allgemeinen von hinten nach vorn ab- [**131**] nehmend; ein Verhalten, von dem aber auch wieder evidente Ausnahmen vorkommen: Manchmal bemerkt man schon eine regelmässig wiederkehrende An- und Abschwellung. Ausserdem ist diese Dicke auch bei verschiedenen Individuen gleicher Entwickelungsstufe sehr verschieden, fast um das Doppelte in der Zahl der Zellen an annähernd entsprechenden Stellen schwankend.

Unsere Halbbildungen nun zeigten an einigen Stellen die Chordazellenschicht noch mit dem Darmentoblast in Zusammenhang, und

[1]) Ich sah beim Frosch deutlich eine Metamerie bei der Abgliederung der Chorda dorsalis vom Mittelblatt ausgesprochen, indem auf jedem 3. oder 4. Schnitt die Scheidung noch kaum erkennbar ist, während an den zwischenliegenden Schnitten die Sonderung durch die Umordnung der Zellen sich bereits als eine vollkommene zeigt; dies ist der Fall zur Zeit, wo die Chorda noch mit dem Entoblast in Zusammenhang steht, aber doch schon als ein erhobener Strang zwischen den beiderseitigen Mittelblatthälften gelegen ist, der nur an ganz wenigen Stellen auch noch mit dem Ectoblast in Verbindung steht, d. h. noch nicht durch Umordnung seiner Zellen von ihm gesondert ist.

[2]) Zugleich sieht man in diesem Bereiche der eben erst vollendeten Absonderung vom Entoblast, wie letzteres den so entstandenen Defect seiner Continuität wieder schliesst. Dies geschieht nämlich zunächst genau so wie beim Beginn der Wundheilung durch Abplattung der Epithelzellen des Randes und so vermittelte Herüberschiebung über den Defect. Erst nachträglich findet dann Vermehrung und Erhöhung der Epithelzellen statt.

dorsal abgebogen, wie bei der normalen Bildung, aber in der Ausdehnung blos entsprechend einer seitlichen Hälfte der Anlage. Zumeist aber ist die Chorda bereits ganz gesondert und ist von rundem oder schwach ovalem Querschnitt. Es ist also nicht blos ein „Halboval“ gebildet worden. Die Durchmesser erschienen mir nach Grösse und Zahl der Zellen etwas kleiner als bei den vollkommenen Embryonen; doch war in Folge der erwähnten Ungleichheiten der normalen Dicke eine Sicherheit nicht zu gewinnen. Ich will daher blos erwähnen, dass die Peripherie ihres Querschnittes an den dünnsten Stellen aus fünf Zellen gebildet wurde, während in scheinbar entsprechenden Stadien und Stellen normaler Embryonen die volle Chorda gewöhnlich acht bis zehn, einige Male aber auch nur sechs Zellen zählte.

Es sei aber an dieser Stelle gleich eingeschaltet, dass ich doch mehrere sicher erkennbare halbe Chordae, **Semichordae dorsales laterales,** an sogleich zu schildernden Präparaten vorgefunden habe (s. S. 443 und 447): Danach muss der gegenwärtige Befund fast vollkommener Chordae wohl nicht auf primäre totale Bildung, sondern eher auf sehr frühzeitige „Nachbildung“ der fehlenden Seitenhälfte bezogen werden[1]).

Die Medianebene des Hemiembryo, welche bei unseren Halbbildungen blos durch die Abgrenzungsflächen der entwickelten und der unentwickelten Hälfte des Eies gegeben ist[2]), stellte in manchen Fällen auf dem Querschnitt eine gerade Linie dar; das heisst die dorsale und ventrale Kante der Semimedulla, der Mittelpunct der Chorda, der dorsale und ventrale Rand des Ectoblast lagen annähernd in einer geraden Linie; in cephalocaudaler Richtung aber war, wie schon gesagt, die Semimedulla lateralis nach der fehlenden Hälfte hin concav gebogen. [Also ist die normale gerade Haltung des Medullarwulstes keine vollkommene Selbstge-

[1]) Da dies auch der Fall war, wenn die operirte Eihälfte gar nicht in Zellen zerlegt war (s. unten), so liegt in dieser Ergänzung der Semichorda lateralis die erste Beobachtung von Postgeneration ohne Verwendung des Materiales der anderen Eihälfte vor.]

[2]) Dies Verhalten liefert einen neuen Beweis für die Richtigkeit der in Nr. 16 mitgetheilten Beobachtung, dass die erste Furchungsebene zugleich der Medianebene des Embryo entspricht.]

staltung desselben, sondern wird unter der Gegenwirkung der anderen Seite hervorgebracht oder erhalten.]

[**132**] Wohl gleichfalls in das Gebiet der durch das Fehlen einer Hälfte gestörten mechanischen Massencorrelationen gehörig ist eine einige Male beobachtete seitliche Verlagerung der Chorda dorsalis und ein entsprechendes Zurückbleiben des dorsalen Theiles des Entoblast gegen die durch die Semimedulla und die ventralen Theile bezeichnete Medianlinie. Es ist immerhin interessant, dass die axialen Theile in so erheblicher Verschiebung gegen einander angelegt und ausgebildet werden können. [Denn es bekundet wieder (s. S. 187), dass die Entwickelung mancher Theile sogar der Haupttheile nicht an die richtige gegenseitige Lagerungsbeziehung derselben gebunden ist, dass also die Entwickelung nicht an die „Form" als solche gebunden ist, dass der Embryo kein formelles Leben führt [s. Nr. 28, S. 663].

Asyntaxia medullaris und Anentoblastia.

Anders begründet erscheint ein gleichfalls wiederholt beobachtetes Fehlen des Entoblast und der Urdarmhöhle bei gleichzeitigem Vorhandensein sowohl eines annähernd wohlgebildeten Medullarwulstes, wie der Chorda und des halben Mittelblattes. Da ich diese Missbildung, die ich **Anentoblastia** nennen will, und aus der auf älterer Stufe wohl **Anenteria** hervorgehen wird, nicht blos an lateralen Hemiembryonen sondern auch an bilateral entwickelten, operirten und nicht operirten Embryonen mehrfach beobachtet habe, so ist dieselbe also nicht in so directe Beziehung zu unseren gegenwärtigen Experimenten zu setzen [s. Nr. 26, S. 34 Anm.]. Ich werde sie daher anderwärts ausführlicher beschreiben und will hier nur noch einige, weiter unten zu verwerthende, Mittheilungen beifügen. Zunächst ist zu erwähnen, dass in den bilateralen Fällen die beiden Medullarwülste weit auseinander gelegen sind[1]), indem sie die Seitenränder des eine längliche, fast ebene Platte darstellenden Embryo

[[1]) Mehrere durch Operationen am Ei hervorgebrachte Fälle dieser Missbildung wurden bereits S. 167—177 erwähnt.]

einnehmen, und dass unter jedem Medullarwulst eine schöne, aber gleichfalls runde, durch die Zusammensetzung aus blos 3 bis 4 Zellen auf dem Querschnitt wohl charakterisirte „Semichorda dorsalis“ lateralis vorhanden ist [s. S. 447]. Aehnliches, aber geringeres Auseinanderstehen der Medullarwülste fand sich auch mehrfach blos partiell, besonders im Bereiche der hinteren Hälfte des Rückenmarkes. Hierbei war auf Schnitten das Vorhandensein vom Entoblast nachweisbar; andererseits aber war mit Leichtigkeit durch wiederholte Beobachtung am lebenden Ei festzustellen, dass der grosse Spalt zwischen beiden Medullarwülsten den Urmund bezw. den Rest desselben darstellt. Da nun auch nach anderen Beobachtungen von mir die jederseitige halbe Medullarplatte in der „seitlichen“ Lippe des Urmundes angelegt, und die normale einheitliche Form durch Näherung und Verschmelzung dieser Lippen [**133**] hergestellt wird, so kann, wenn man genau sein will, das hier constatirte Ausbleiben dieser Vereinigung nicht gut mit dem für das bereits wiederholt an höheren Thieren beobachtete Resultat üblichen Ausdruck Rhachischisis hezeichnet werden, sondern wir müssen dafür **Asyntaxia medullaris** (von *ἀσυνταξία*, Nichtvereinigung) gebrauchen oder rein das Resultat bezeichnend Diastasis medullaris anwenden. Ich gebe ersterer Bezeichnung den Vorzug, da sie das Wesen andeutet. [Weiteres siehe S. 447 und Nr. 23, S. 700.] [1])

In Fällen der Asyntaxia medullaris blos im mittleren und caudalen Theile des Embryo sah ich dann mit der Zeit öfter nachträglich eine weitere Näherung der Medullarwülste und zwar mehr auf der caudalen Seite stattfinden, so dass schliesslich nur noch ein Loch in der Mitte der Länge des Medullarrohres blieb, welches aber weiterhin auch noch geschlossen wurde. Es lag also hier nur eine Verzögerung des Herabwachsens der jederseitigen halben Dorsalplatte vom Aequator des Eies her vor, während die qualitative

[[1]) O. Hertwig hat danach unter dem Titel „Urmund und Spina bifida“ (Arch. f. micr. Anat. 1892. Bd. 39, S. 353—503) eine ausgedehnte Abhandlung über diese Missbildung verfasst, welche aber dem hier und in Nr. 23, S. 700 in wenigen Worten geschilderten Thatbestand kaum etwas Neues hinzufügt [s. Nr. 31, S. 269]; zugleich wird darin meine Ableitung der Gastrulation des Froscheies acceptirt und in einigen schematischen Figuren dargestellt (s. Nr. 23, S. 701 Anm.).]

Differenzirung, dadurch nicht gehemmt, die Medullarwülste vor der Verschmelzung der Dorsalplattenhälften herstellte. Durch diese Form der Diastasis medullaris und die Ableitung des Spaltraumes vom Urmund wird auf's Deutlichste eine Analogie der Bildung der Embryonalanlage bei Amphibien mit derjenigen der Fische illustrirt und damit auch die Asyntaxia medullaris an die von RAUBER[1]) für die Knochenfische beschriebene „Verzögerung des Anschlusses der Keimringhalften zur Bildung der mittleren und hinteren Embryonalanlage" angeschlossen. RAUBER verwendet dabei den Namen „Dehiscenz" der Embryonalanlage, der mir aus dem angeführten Grunde weniger gut erscheint, als die von mir gebrauchten Ausdrücke. Desgleichen halte ich auch den von ihm für das Resultat dieser Verzögerung gewählten Ausdruck „Hemididymus" blos so lange für geeignet, als noch die frühere Zusammenwerfung dieser Bildungen mit wirklichen Doppelbildungen zu bekämpfen war; was indess gegenwärtig nach von v. RECKLINGHAUSEN's[2]) gründlicher Erörterung der Frage wohl nicht mehr nöthig ist. Zugleich gewinnt mit [**134**] unserer Deutung der an Fröschen beobachteten Diastasis medullaris die von v. RECKLINGHAUSEN ausgesprochene Auffassung der Rückenmarkspaltbildungen eine weitere Stütze.

B. Entstehung „vorderer" Halbbildungen, Hemipoeesis anterior.

Ausser den „lateralen" Halbbildungen habe ich nun noch einige andere unvollkommene Bildungen [also Theilbildungen] zu schildern, welche zum Theil gleichfalls bei Operation nach der ersten Furche erhalten worden sind und sich dann an eine nicht seltene Variation in der Zeitfolge der, wie wir sahen, eine bestimmte Dignität für den künftigen Embryo habenden ersten Furchungen anschliessen. Manchmal entsteht, wie ich früher entgegen RAUBER und PFLÜGER dargethan habe, die

[1]) RAUBER, A., Formbildung und Formstörung in der Entwickelung von Wirbelthieren. Leipzig 1880. S. 35 und 123.

[2]) v. RECKLINGHAUSEN, Untersuchungen über die Spina bifida. Berlin 1886 u. VIRCHOW's Archiv Bd. 105.

eigentlich zweite, kopf- und schwanzwärts scheidende, Furche als erste[1]; und von solchen Eiern war zu hoffen, dass durch das Operiren nach dieser ersten Furchung, wenn die nicht operirte Zelle der Entwickelung fähig war, anders situirte Halbbildungen hervorgehen würden.

Das Gleiche suchte ich nach der zweiten Furchung durch Anstechen der beiden cephalen vorderen oder hinteren (caudalen) Zellen zu erreichen.

Es ist mir nun in der That gelungen, auf diese Weise vordere und hintere Halbbildungen hervorzubringen. So habe ich eines Tages eine erhebliche Anzahl von **Semigastrulae anteriores** hervorgebracht und sie zur weiteren Entwickelung stehen lassen. Es entwickelten sich daraus schöne vordere halbe Embryonen, **Hemiembryones anteriores,** von denen mir indess bei der weiteren Entwickelung die grosse Mehrzahl durch ein im zweiten Theil zu schilderndes Vorkommniss [Postgeneration s. Nr. 22, S. 261] als Halbgebilde in Verlust gerieth, so dass ich gegenwärtig [**135**] blos über vier conservirte vordere halbe Embryonen verfüge.

Die Figuren 6 und 7 Taf. VII stellen zwei dieser Hemiembryones anteriores äusserlich dar; und man sieht, dass Fig. 6 blos die vordere Hälfte der beiden Medullarwülste besitzt. Zum Vergleiche können die zwei in Fig. 1 und 2 dargestellten normalen Embryonen dienen, wenn sie auch etwas andere Entwickelungsstufen darstellen. Die beim Embryo von Fig. 6 in frontaler, bei dem von Fig. 7 in nicht ganz quergestellter Richtung geführten Durchschnitte bekunden den

[1]) Meine Auffassung dieses Vorkommnisses der abweichenden Stellung der Medianebene des Embryo von der Ebene der ersten Furchung als blos eines Anachronismus wird durch weitere Beobachtungen von Anachronismen gestützt. So habe ich sogar statt der ersten „wagerechten“ Furchung, welche als dritte Furchung aufzutreten pflegt, noch eine „dritte senkrechte“ Furchung am ganzen Ei oder blos in einer Hälfte desselben beobachtet und danach normale Embryonen hervorgehen sehen (s. S. 324 Anm.). Die dritte und vierte „senkrechte“ Furchung sind, wie sich bei Rana esculenta nach dem von mir angegebenen Furchungsschema leicht feststellen lässt, sehr häufig vertauscht; nnd dies geschieht auch wieder oft blos an „Theilen“ eines Eies.

In diesem Jahre (1887) habe ich auch durch künstliche Deformation des Eies und ohne Nachtheil für die Entwickelung bewirkt, dass die die Medianebene darstellende Furche erst als dritte und zwar nach der Horizontalfurchung gebildet wurde (s. Nr. 29, S. 605, Nr. 31, S. 266).

normalen inneren Bau der Medullarplatte mit ihren Medullarwülsten, sowie der Chorda, des Mittelblattes und des Entoblast, welcher letztere aber eine nur spaltförmige, also für den Kopftheil dieser Entwickelungsstufe zu enge, Urdarmhöhle umschliesst; dies ist jedenfalls dadurch bedingt, dass die normaler Weise in caudiventraler Richtung erfolgende Verschiebung des Dotters hier durch den Widerstand der unentwickelten hinteren Eihälfte unmöglich gemacht war. Die hintere Körperhälfte fehlt wie abgeschnitten; bei Fig. 11 b ist schon ein Theil „nachgebildet" (siehe unten).

Ich will noch erwähnen, dass die hiesige (Breslauer) anatomische Anstalt jüngst einen weit entwickelten, schon dem Ausgetragensein nahen Kalbsfötus erhielt, der in seinen äusserlich sichtbaren Theilen ein typisches **„Hemitherium anterius"** darstellt; indem die ganze hintere Rumpfhälfte wie quer abgeschnitten fehlt. Die Eingeweide sind zur Zeit noch durch eine durchscheinende, vom Defectrande entspringende Haut bedeckt und gestatten daher keine genauere Beurtheilung; doch wird diese hochinteressante, sich so augenfällig an meine vorstehend mitgetheilten Experimente anschliessende Missbildung seitens eines Doctoranden einer genaueren Beschreibung unterzogen werden [siehe Nr. 27, S. 288][1]).

Von den entsprechenden hinteren Halbbildungen habe ich keine sicheren Exemplare. Eine der vier aufgehobenen Semigastrulae ist vielleicht wegen der Dicke und Kürze der Urmundslippe als eine Posterior anzusprechen.

C. Einviertel- und Dreiviertelbildungen.

Bei einigen Eiern, welche ich nach der zweiten Furchung anstach, suchte ich theils blos eine der vier vorhandenen Furchungskugeln zu tödten, theils blos eine nicht zu tödten. Von letzteren Experimenten rühren einige verticale Viertelmorulae und Viertelblastulae her; von ersteren einige Dreiviertelblastulae und zwei Dreiviertelembryonen. Letztere besitzen [**136**] die hintere Körperhälfte und eine Seitenhälfte der vorderen Hälfte. Diese Embryonen

[1]) P. Eckardt, Ueber Hemitheria anterior. Diss. inaug. Breslau 1889.]

hatte ich vor der Naturforscherversammlung in Wiesbaden nur noch mit Terpentin benetzt gesehen und dabei über die zum ersten Male erblickte hintere Halbbildung die beim einen zudem nur wenig erhobene Fortsetzung des einen Medullarwulstes nach vorn übersehen, welche sich hinterher nach dem vollkommenen Abtrocknen und des Weiteren auf den Durchschnitten als eine ächte vordere Hälfte eines Medullarwulstes erwies. Deshalb wurde dieser beiden Embryonen auf jener Versammlung einfach als „hinterer Halbbildungen" Erwähnung gethan [s. S. 428 Anm.].

Der eine dieser Dreiviertelembryonen (Fig. 12) ist gut entwickelt, und ebenso lehrreich für uns, als es ein reiner Hemiembryo posterior sein würde. Denn, nachdem wir gesehen haben, dass die rechte und linke Körperhälfte sich jede für sich entwickeln „kann", so ist [vielleicht] anzunehmen, dass das auf der einen Seite allein vorhandene linke hintere Viertel sich gleichfalls für sich aus der betreffenden Furchungszelle des Vierzellenstadiums entwickelt habe. Die Figur lässt deutlich die Medullarwülste erkennen, die vordere Hälfte des rechten ist äusserlich etwas abnorm gestaltet und weiterhin zeigt sich eine ausgesprochene Asyntaxia medullaris (s. S. 442).

Die Asyntaxia medullaris erklärt sich hier wohl einfach aus dem Fehlen einer „vorderen" Seitenhälfte. Da die Seitenlippen des Urmundes sich normaler Weise zuerst vorn vereinigen, und die Vereinigung successive in der Richtung von vorn nach hinten, d. h. in cephalocaudaler Richtung, fortschreitet, so ist es leicht erklärlich, dass beim Fehlen einer vorderen Seitenhälfte eine Asyntaxia medullaris statt hat. Die Querschnitte durch diesen Embryo zeigen die Medullarwülste im Innern wohl gebaut; ferner findet sich unter dem rechten Medullarwulst eine unzweifelhafte „Semichorda dorsalis lateralis." Die Diagnose ist hier dadurch unzweifelhaft, dass das Gebilde eine grosse Strecke weit blos von drei, manchmal vier, Zellen auf dem Querschnitt zusammengesetzt ist. Die Semichorda ist aber gleich den obigen, nicht ganz sicheren Semichordae, von „rundem" Querschnitt; [sie hat also keine „Halbgestaltung", sondern] die halbe Zahl der Zellen hat sich vollkommen

zusammengeschlossen und damit gegen die von einem anderen Keimblatt gebildete Umgebung epithelartig abgeschlossen. Links ist die Chorda nicht deutlich erkennbar. In der hinteren Hälfte [**137**] ist die Urdarmhöhle vorhanden und wohlgestaltet. Vorn ist nur rechterseits eine halbe Urdarmhöhle als schmaler Spaltraum angelegt.

Von besonderem Interesse ist bei diesem Embryo die Persistenz der Blastulahöhle unter dem normalen Dach derselben. Die Blastulahöhle liegt in der Mitte der Länge des Embryo; und man sieht daher deutlich, dass die Medullarwülste auf der dem Dach der Blastulahöhle „entgegengesetzten" Seite des Eies sich befinden, dass also das Dach der Blastulahöhle, welches der ursprünglich allein schwarzen, oberen Hälfte des Eies entspricht, entgegen den Angaben der älteren Autoren, zur „ventralen" Seite des Embryo wird. Es liegt wohl nahe, zwischen der Asyntaxia der Medullarwülste und der ausgebliebenen Obliteration der Blastulahöhle einen Causalnexus anzunehmen.

D. „Obere" Theilbildungen.

In meinem letzten Experiment versuchte ich bei einigen Eiern blos die oberhalb bezw. unterhalb der „ersten wagerechten" Furche gelegenen Zellen zu zerstören. Daher rühren einige deutliche **Semiblastulae superiores,** welche blos das Dach der Furchungshöhle aus Zellen gebildet darbieten, während der Boden der wohlgestalteten Blastulahöhle aus nicht cellulirter Substanz besteht.

Die Fortsetzung dieser Versuche wird uns hoffentlich Genaueres über die weitere Entwickelung dieser letzteren Bildungen und damit über den genaueren Antheil der oberhalb und unterhalb der ersten wagerechten Furche gelegenen Furchungskugeln an der Bildung des Embryo lehren.

Folgerungen aus diesen Befunden.

a) Selbstdifferenzirung.

Bezüglich des Allgemeinen ersehen wir aus diesen Befunden, dass jede der beiden ersten Furchungskugeln sich unabhängig von der anderen zu entwickeln „vermag" und daher

wohl auch unter normalen Verhältnissen sich unabhängig entwickelt [s. Nr. 26, S. 28], und zwar geschieht diese selbstständige Entwickelung in einer Weise, welche nur in überraschend wenigen, grob mechanisch erklärbaren, Verhältnissen von den normalen Bildungen abweicht.

Diese Art der Entwickelung wurde aufwärts verfolgt bis zur Ausbildung der Medullarwülste, zur Anlage der Gehirnblasen, zur Anlage der Chorda dorsalis und zur Bildung des Mesoblast sowie zur Abgliederung desselben in Ursegmentplatten und Seitenplatten, und zur Zer- [**138**] legung der Ursegmentplatten in die Ursegmente.

Ob mit diesem Grade der Entwickelung die obere Grenze der selbstständigen Entwickelungsfähigkeit erreicht ist, vermag ich zur Zeit nicht zu sagen; es liegt aber auch zur Zeit nichts vor, was zu einer solchen Annahme nöthigt, so lange die Ernährung noch ohne Blut vor sich geht; denn der bei seiner künstlichen Abtödtung am weitesten entwickelte Hemiembryo der Fig. 5 zeigte keinerlei Absterbeerscheinungen, weder die von mir als Zeichen des beginnenden Absterbens beschriebene Framboisia embryonalis minor noch die major. Ueber das Verhalten nach der Bildung der Blutgefässe und des Herzens kann nur die directe Beobachtung entscheiden.

Eine Selbstständigkeit der Entwickelung kommt auch den beiden vorderen und den beiden hinteren Furchungskugeln [letzteren aber, wie es scheint, nur in geringerem Grade], „in der Gesammtheit ihrer Derivate“ zu.

Damit haben wir also eine neue Bestätigung unserer bereits früher gewonnenen Einsicht erhalten, dass die [normalen] Entwickelungsvorgänge nicht als eine Folge der Zusammenwirkung „aller“ Theile oder auch nur „aller“ Kerntheile des Eies betrachtet werden dürfen; sondern an die Stelle „solcher“ [d. h. zwischen „allen“ Theilen stattfindenden] differenzirenden Wechselwirkungen aufeinander tritt die Selbstdifferenzirung der ersten Furchungszellen und des Complexes der Derivate jeder derselben zu einem bestimmten Stück des Embryo.

Dies gilt sowohl, wenn die zuerst auftretende Furche, wie normal, die rechte und linke, als auch wenn sie anachronistisch die cephale und caudale Hälfte von einander scheidet.

Jede dieser Furchungskugeln enthält also nicht nur das „Bildungsmaterial" zu dem entsprechenden Stück des Embryo, sondern auch die „differenzirenden und gestaltenden Kräfte".

b) Bedeutung der Furchung.

Damit wird meine früher bezüglich der Bedeutung der normalen Furchung gemachte Annahme (s. S. 138 und 331) für die ersten Furchungen zur Gewissheit erhoben; wir können sagen:

Die Furchung scheidet den die **„directe[1]) Entwickelung"** des Individuums vollziehenden Theil des Keimmateriales insbesondere des Kernmateriales „qualitativ" und bestimmt mit der dabei stattfindenden „Anordnung" dieser verschiedenen gesonderten Materialien daher zugleich [**139**] die „Lage" der späteren differenzirten Organe des Embryo (einschliesslich nachträglicher „typischer" Materialumlagerungen).

Ueber die Vertheilung desjenigen Idioplasmas dagegen, welches erst bei der „Regeneration" und der weiter unten kennen zu lernenden „Postgeneration" in Thätigkeit tritt und vielleicht in jeder Zelle, bezw. in jedem Kern, sich mehr oder weniger vollkommen vorfindet, ist damit, wie ich ausdrücklich bemerke, nichts präjudicirt[2]).

[1]) Die „directe" Entwickelung, die hier zum ersten Mal bestimmt unterschieden wird, ist zunächst die „normale" Entwickelung; doch kommen viele Vorgänge derselben auch noch unter manchen abnormen Verhältnissen vor. Beide Bezeichnungen sind aber nicht synonym, als welche sie manche Autoren seitdem gebrauchen; sondern die „directe" Entwickelung ist der weitere Begriff (s. Nr. 26, S. 58, Nr. 27, S. 303, Nr. 31, S. 279.]

[2]) Wenn somit die ersten beiden Furchungskugeln das Material für die rechte und linke Körperhälfte enthalten, so ist es einleuchtend, dass bei der geringsten Unvollkommenheit der „qualitativen Halbirung" die eine Körperhälfte früher oder später entsprechend anders werden muss [soweit nicht Correction durch Selbstregulation

Und ebenso wenig soll mit dieser Angabe der durch unsere Experimente bereits sicher erkannten Bedeutung der ersten Furchungen gesagt sein, dass im Furchungsstadium nicht noch andere Vorgänge wie z. B. etwa die Ausbildung vieler verschiedenen Qualitäten im Keimmaterial, die Vermehrung des specifisch differenzirten Keimmateriales stattfänden[1]).

c) Ursache der bilateralen Symmetrie.

Wenn danach die erste Furchung das Material der rechten und linken Körperhälfte von einander sondert, also das Keimmaterial „qualitativ halbirt", um mich dieses von mir eingeführten Ausdruckes zu bedienen, so ist dabei doch nicht ausser Acht zu lassen, dass dieses qualitativ, d. h. seiner chemischen und procentischen Zusammensetzung nach beiderseits gleiche Material nicht auch „morphologisch" gleich ist; denn seine Anordnung ist auf der einen Seite derart, dass eine rechte, auf der andern Seite derart, dass eine linke Körperhälfte daraus hervorgeht. In welchem Anordnungsverhältniss diese fundamentale Ungleichheit, die die Grundlage der bilateralen Symmetrie darstellt, zur Zeit der ersten Furche begründet ist, ob etwa blos in der **halbkugeligen „Gestalt" des Dottermateriales** [s. Nr. 30, S. 149] und in deren „einstellender Wirkung" auf die eventuell verschiedenen Kernbestandtheile oder in der **„selbstständigen" Anordnung** der Kernbestandtheile sind Fragen, [**140**] welche für sich zu beantworten sein werden, und welche ich hier blos erwähne, um zu verhindern, dass man mir wieder, in Folge zu

eintritt] und dass die Aenderung, wenn sie mediale Theile betraf, bis an die Medianebene des Individuums sich erstrecken muss. So erklärt sich vielleicht die sogenannte Halbseitigkeit mancher Bildungs- und Erhaltungsabweichungen bis zu dieser Ebene, z. B frühzeitiges Ergrauen der Haare einer Seite (bei sonst normalem Verhalten der Theile, insbesondere der Nerven) der Hemiatrophia facialis, Riesenwuchs einer Kopfhälfte u. s. w.

1) Die Vermehrung der Qualitäten kann natürlich nur durch Wechselwirkung der vorher vorhandenen Qualitäten stattfinden. Die oben gemachte Annahme schliesst also differenzirende Correlationen der Theile, Epigenesis ein.

grosser Kürze meiner Ausführung, durchaus fremde Ansichten (s. S. 138) unterstellt[1]).

Es liegt nahe, den obigen Schluss bezüglich der „qualitativen Materialscheidung auch auf die folgenden Furchungen" auszudehnen. Wie weit eine solche Ausdehnung berechtigt ist, hoffe ich durch weitere Versuche darthun zu können[2]); in Gleichem, wie auch zu entscheiden, ob bezw. wie weit die Nachkommen der „späterer Furchungskugeln" für sich selbst differenzirungsfähig sind; oder ob die zur Bildung des „Embryo" fortschreitende Differenzirung doch an die Coexistenz einer grösseren Gruppe, etwa aller Nachkommen einer der „vier" ersten Furchungskugeln, gebunden ist, der so dass wir in jeder „vier" ersten Furchungszellen bereits die „kleinsten" selbstdifferenzirungsfähigen Eitheile erreicht hätten, was ich indess trotz des scheinbar dafür sprechenden, sogleich zu erörternden Mechanismus der Gastrulation nicht vermuthe.

Gehen wir nun zu den specielleren entwickelungsmechanischen Folgerungen aus den mitgetheilten Thatsachen über.

d) Unabhängigkeit der Zelltheilung von den Nachbarorganen.

Zunächst ist aus dem normalen Verlaufe der Entwickelung der unversehrten Furchungszelle [beim Fehlen der normalen Nachbarzellen im Bereiche der nicht entwickelten Antimere] zu folgern, dass die soeben erörterte qualitative Scheidung des Zellleib- und des Kernmateriales, welche bei der Furchung stattfinden muss, ohne die Einwirkung der Nachbarzellen richtig vor sich gehen „kann, also wohl auch „normaler Weise" ohne diese vor sich geht; zweitens dass der Kern seine für die richtige

[1]) Diese Vorsicht hat indessen nicht den gewünschten Erfolg gehabt; sondern einige Autoren haben mir gleichwohl bestimmte einseitige Ansichten unterstellt, die sie dann zu widerlegen suchten.]

[2]) Dieser Ausspruch bekundet wohl, dass der Satz über die Bedeutung der Furchung als qualitativer Materialscheidung auf Seite 450 blos für die zwei ersten Furchungen als erwiesen angenommen worden war; wenn schon es danach sehr nahe liegt, dasselbe Geschehen auch auf die weiteren Furchungen auszudehnen.]

Anordnung der geschiedenen Materialien wichtige, richtige Stellung in der Furchungszelle ohne eine an die Lebensthätigkeit der Nachbarzellen geknüpfte Einwirkung derselben erlangt; und dass das Gleiche auch bei den späteren Theilungen innerhalb des Nachbarbezirkes der operirten Zelle der Fall ist; weshalb sich diese Unabhängigkeit vielleicht auch ohne einen Irrthum verallgemeinern lassen wird.

e) Active Umordnung und Gestaltung der Zellen.

Weiterhin folgere ich aus diesem Nichtnöthigsein der einen verticalen Eihälfte für die Entwickelung der anderen, dass die Blastulagestaltung ohne weitgehende Spannungen im Materiale, also auch ohne weitaus sich erstreckende mechanische Wechselwirkungen der Theile vor sich geht; so dass ich demnach geneigt bin, die typische Blastulagestaltung auf „active Umordnung der Zellen“ zurückzuführen; wobei [**141**] vielleicht nach His eine Neigung mancher Zellen, der Oberfläche als der Zufuhrstelle des Sauerstoffs näher zu kommen, betheiligt ist. Ferner bekundet die schöne prismatische Gestalt der Epithelien im Dache der Semiblastulahöhle bis nahe an den in manchen Fällen freistehenden, abgerundeten Rand derselben, die schon bei der dritten ja sogar zweiten Zelle, vom freien Rande aus gerechnet, sich vorfindet, dass auch diese Gestaltung nicht passiv durch Zusammendrängung vieler Zellen in einer geschlossenen Fläche, sondern durch ein „Bestreben der benachbarten Zellen, sich dicht zusammenzuschliessen“ und vielleicht noch, sich zugleich rechtwinkelig zur Oberfläche zu verlängern, bedingt sein muss; sofern die Streckung nicht auch nur eine Folge der hohen Intensität des ersteren Bestrebens ist.

f) Bedeutung der Abweichungen der Halbbildungen von der Norm.

Die oben beschriebenen „Abweichungen“ mehrerer Semiblastulae von dem normalen Bau bewiesen, ebenso wie auch die

Abweichungen auf den anderen höheren Entwickelungsstufen „neben" den unter den gleichen Bedingungen beobachteten „normal" gestalteten Halbbildungen weiter nichts, als dass Abnormitäten bei den Halbbildungen leichter vorkommen können als unter normalen Verhältnissen; die speciellen Ursachen dieser Abweichungen und der durch die Unvollständigkeit des Keimes gegebenen Prädisposition dazu zu ermitteln, wird eine spätere, vielleicht sehr lehrreiche Aufgabe sein. [s. Nr. 27, S. 295 u. Nr. 28, S. 616].

g) Mechanismus der Gastrulation.

Die nächsten Bildungsvorgänge bewirken die Gastrulation. Meine früheren (S. 342, 348 Anm.), sowie die vorstehend (S. 436) gemachten und die weiter unten noch folgenden (S. 457, Anm. 2 u. 460 Anm.) Angaben enthalten über diesen Vorgang für den aufmerksamen Leser schon genügendes Material, um die bisherige, jüngst auf's Neue von O. Schultze allerdings ohne Angabe eines sachlichen Grundes vertretene Auffassung, dass die Urdarmhöhle durch „Einstülpung" nach „oben" entstünde, und dass daher die ursprünglich schon schwarze obere Seite des Eies der Dorsalseite des Embryo entspreche, als irrig zu erkennen. Ich werde indess diesem Vorgang der Gastrulation, welcher sich mehr des Interesses der Fachgenossen erfreut, als meine entwickelungsmechanischen Bestrebungen, eine besondere Darstellung meiner Auffassung und der Widerlegung der gegnerischen Auffassung widmen, um die Fachgenossen nicht zu nöthigen, für die Befriedigung ihrer Wissbegier in dieser einen Frage wider [**142**] Willen meine ganzen entwickelungsmechanischen Arbeiten lesen zu müssen [s. Nr. 23]. Wir ziehen hier daher nur folgende Schlüsse: Die Gastrulation vollzieht sich in jeder Antimere selbstständig, und das Gleiche ist auch in der caudalen und cephalen Hälfte der Fall. Demnach gilt es auch für die betreffenden Viertel, und wir können mit Berücksichtigung der beobachteten Weiterentwickelung dieser Viertel schliessen:

Die Entwickelung der „Froschgastrula" und des zunächst" daraus hervorgehenden Embryo ist von der zwei-

ten Furchung an eine **Mosaikarbeit** und zwar aus mindestens „vier“ verticalen, sich selbstständig entwickelnden Stücken [s. Nr. 27, S. 281] [1]).

Wie weit nun diese Mosaikbildung aus mindestens „vier“ Stücken bei der weiteren Entwickelung durch einseitig gerichtete Materialumlagerungen und durch „differenzirende Correlationen“ umgearbeitet und in der Selbstständigkeit ihrer Theile „beschränkt“ wird, ist erst noch zu ermitteln [2]). [Weiteres siehe Nr. 26, S. 34, s. auch S. 317.] Die bekannten Verlagerungen

[1]) Ueber die Beschränkung in der Ausdehnbarkeit dieses Satzes, welche vielleicht durch die bei Amphioxus, Fundulus etc. nicht in genügendem Maasse von selber sich erhaltende „Gestalt“ jeder der vier ersten Furchungszellen und deren auslösende Wirkung (s. S. 451) bedingt ist, siehe das „Nachwort“ und Nr. 30, S. 148.]

[2]) Trotz dieser unmittelbar meinem Ausspruche über „die Mosaikarbeit der „Froschgastrula“ und des nächsten Embryostadiums aus mindestens vier Stücken“ angeschlossenen Beschränkung bezüglich der weiteren Entwickelung und trotz des Hinweises auf eventuelle „differenzirende Wechselwirkungen“ ist mir unterstellt worden, ich hätte das Princip der Mosaikarbeit als „allgemeines Princip der Entwickelung“ aufgestellt und den Antheil differenzirender Correlationen an der Ontogenese verleugnet; wonach dann zur Widerlegung dieser „Irrthümer“ eine ganze Litteratur entstanden ist.

Richtig ist, dass ich für den Anfang der Ontogenese die von mir nachgewiesene Selbstdifferenzirung der ersten Furchungskugeln betont, auf die eventuelle Möglichkeit weiterer Ausdehnung dieses Principes auf kleinere Stücke hingewiesen, ausserdem aber erwähnt habe, dass vielleicht sogar diese Selbstdifferenzirung aus vier Stücken im Laufe der nächsten weiteren Entwickelung schon beschränkt wird und, dass innerhalb solcher, der Selbstdifferenzirung fähigen Stücke differenzirende Correlationen anzunehmen sind. Da über die Art dieser letzteren Correlationen zur Zeit nichts Sicheres bekannt war und noch ist, habe ich mich nicht eingehender über sie geäussert, sondern mich begnügt, auf ihre Nothwendigkeit hinzuweisen.

Eine solche Beurtheilung entspricht aber, wie es scheint, nicht den Vorstellungen mancher Autoren; sondern sie nehmen als selbstverständlich an, dass ein Autor, der ein Wirkensprincip ermittelt hat, dasselbe statt als eine Componente als die einzige Componente hinstelle; und wenn letzteres nicht geschehen ist, so wird doch von ihnen die gemachte, aber nicht bei jeder einzelnen Gelegenheit wiederholte Einschränkung nicht gewürdigt, sondern eine einseitige Auffassung wird unterstellt und danach bekämpft.

Da ich der qualitativen Kerntheilung den Hauptantheil an der typischen ontogenetischen Gestaltung zuerkenne, wird nach demselben Verfahren der von mir erbrachte Nachweis (Nr. 20, 21 u. 30) unbeachtet gelassen, dass unter normalen Verhältnissen die Befruchtung durch Hervorbringung einer gewissen Anordnung der verschiedenen Dotterbestandtheile darüber entscheidet, was kopf- und schwanzwärts am Froschei wird, indem diese Anordnung ihrerseits bestimmt, welche Kerntheile ihr zugeführt werden. Damit ist ein Princip der Wirkung der Zell-

der Dotterzellen während der Gastrulation sind, sofern letztere nur Reservematerial darstellten, hierbei nur von untergeordneter Bedeutung.

h) Anlagestelle der Chorda, des Medullarwulstes und des Mesoblast.

Die Hemiembryones laterales, sowie die Asyntaxia medullaris belehren uns des Weiteren, dass in dem medialen Saum des Urmundes der Semigastrula lateralis sich auch die seitliche Hälfte der „Chorda dorsalis" anlegt, während an der angrenzenden Aussenfläche desselben die Medullarplatte mit dem Medullarwulste gebildet wird. Ausserdem geht auch die Anlage des Mesoblast in der „Dorsalplatte" vor sich.

Von Interesse ist, dass die Chorda und der Mesoblast [obschon sie normaler Weise vom Entoblast abstammen sollen und obschon dies für die Chorda auch bei unseren Halbbildungen zu beobachten war] auch gebildet werden in den Fällen, wo der Darmentoblast fehlt, und sogar wenn der Darmentoblast ganz fehlt, wie die in einigen Fällen von Asyntaxia medullaris vorhandene Anentoblastie zeigt. Ferner ist es lehrreich, dass sich der seitliche Theil des Ectoblast und die Medullarplatte an dem Umschlagsrande auch bei unseren Halbbildungen von einander trennen, obgleich hier keiner dieser beiden Theile des ursprünglichen Ectoblast dann Gelegenheit hat, sich mit seines Gleichen zu vereinigen, sondern zunächst mit einem freien Rande gegen die operirte Hälfte anstösst.

i) Selbstloslösung der Chorda, Medulla, des Entoblast und Mesoblast von einander. „Selbstordnung" der Chordazellen.

Die abweichende Gestalt der Semichorda von einer [**143**] „late-

leibtheile auf den Zellkern für die Ontogenese ausgesprochen und für einen wichtigen Fall nachgewiesen, welches jetzt von anderer Seite als neu aufgestellt wird.

Während ich weiterhin schon lange die Ontogenese als eine Combination von Evolution und Epigenesis (siehe diese) bezeichnet habe, hat ein Autor (H. Driesch, Analytische Theorie der organischen Entwickelung, 1894) jüngst bemerkt, dass diese Ansicht von ihm herrührt, weil er sich in bestimmterer (nach meiner Auffassung in vorläufig weit zu bestimmter) Weise über den Antheil differenzirender Correlationen in den frühesten Stadien geäussert hat.]

ralen Halbbildung", die sich darin äussert, dass die Semichorda statt eines halbkreisförmigen einen runden Querschnitt zeigt, erklärt sich leicht bei Berücksichtigung der wirklichen Bildungsvorgänge. Die Bildung der Chorda des Froschembryo erfolgt nicht, wie gewöhnlich gesagt wird, durch „Abschnürung" der betreffenden Zellengruppe vom Entoblast, da gar keine äusseren Theile an der betreffenden Stelle sich finden, welche eine Abschnürung hervorbringen könnten; sondern wir müssen bei dem Fehlen jeder Vorrichtung zu einer solchen passiven Umformung schliessen, dass die Absonderung der Chordazellen von ihrer Nachbarschaft durch eine „active Umordnung und Umgestaltung" dieser Zellen sich vollzieht. Diese Nachbarschaft ist bei den lateralen Halbbildungen nach aussen der Ectoblast, speciell die Medullarplatte, nach innen der Entoblast, denn das Chordaepithel stellt hier die Uebergangsstelle zwischen diesen beiden Schichten dar[1]) und lateral der Mesoblast. Nach der „activen Selbstloslösung" dieser Nachbartheile von einander ordnen sich die freien Randzellen des Chordatheiles von beiden Seiten her zusammen, dass sie sich mit ihren Seitenflächen berühren und so einen in sich geschlossenen Strang formiren. Die so bekundete Tendenz der Chordazellen zu möglichst inniger Aneinanderlagerung derselben und somit zu vollkommenem epithelialem Abschluss gegen die Umgebung ist nun, nach unserem Befunde zu schliessen, nicht derart vertheilt, dass die Zellen jeder Hälfte sich für sich zu einem Halbrund ordnen, sondern dass sich die vorhandenen Zellen gleicher Art möglichst eng vereinigen und so nach aussen möglichst sich abschliessen. Danach scheint sehr rasch die oben beschriebene Verdickung der Semichorda[2]) vor sich zu gehen.

[1]) Dies ist auch der Grund, dass nicht selten Zellen der Chorda dorsalis gleich den Zellen des Ectoblast Pigment enthalten, wie ich gelegentlich mitgetheilt habe (Biolog. Centralbl. 1888, S. 412).]

[2]) Zugleich wirft diese Bildung der Semichorda auch ein Licht auf die grossen Verschiedenheiten der sogenannten „Abstammung" der Chordazellen vom Ecto-, Ento- oder Mesoblast, bei nahe stehenden Klassen, ja sogar Ordnungen und Familien, wie sie wohl aus der Verschiedenheit der Angaben zahlreicher

k) Selbstgestaltung des Medullarrohres.

[**144**] Beim Medullarrohr dagegen haben wir in vollkommenerer Weise die Zellen jeder Hälfte in den Hauptsachen annähernd die typische Form des halben Querschnittes herstellen sehen, woraus zu folgern ist, dass diesen Zellen eine besondere gestaltende, im Einzelnen ordnende Potenz eigen ist; dieselbe ist indess doch nicht ganz sufficient zur Herstellung der normalen Querschnittform, da wir die Semimedulla stark in dorsiventraler Richtung zusammengesunken fanden, wohl wegen des Fehlens der zugleich als Stütze dienenden anderen Hälfte. Eine neue Bestätigung finden wir damit für meine schon in der Einleitung [s. S. 426 u. 247] dargelegte Ansicht, dass die Erhebung des Medullarwulstes an dem Material der Medul-

gewissenhafter Forscher als thatsächlich bestehend gefolgert werden muss. Da die Chorda dorsalis aus dem Epithel des seitlichen freien Randes der seitlichen Urmundslippen gebildet wird, und sich diese Lippen normaler Weise schon während der Gastrulation mit einander vereinigen derart, dass gewöhnlich zuerst das Ectoblast mit dem Ectoblast der anderen Hälfte verschmilzt und sich dabei meist zugleich vollkommen von dem Chordaepithel sondert, so erscheint dann die Chorda mit dem Entoblast in Zusammenhang und formirt eine Rinne, welche sich in die Urdarmhöhle öffnet. Da das Mittelblatt in dieser selben Uebergangsgegend der Blätter angelegt wird, so steht es anfangs mit dem Chordaepithel in Zusammenhang, welcher sich alsdann, wie ich oben mitteilte, in metamerer Weise löst. Erst wenn dies geschehen ist, sondert sich das Chordaepithel vom Entoblast durch Umordnung seiner Zellen und letzteres vereinigt sich von beiden Seiten her in der oben beschriebenen Weise.

Nun kommen aber „kleine Anachronismen“ in diesen dreierlei Trennungen beim Frosche vor, und dann „stammt“, nach der Auffassung der blos beschreibenden Embryologie, welche das Wesen der Vorgänge unberücksichtigt lässt, die Chorda bald vom Entoblast, bald vom Ectoblast, bald vom Mesoblast ab.

Und auch bei Thierklassen, wo der Mechanismus der Gastrulation nicht mehr ein derartiger ist, sondern wo, wie ich gesagt habe [Nr. 23, S. 703], schon während der „Furchung“ ein Theil der Arbeit der „Gastrulation“ in der Materiallagerung geleistet wird, werden in Folge dieser urspünglich so geringen Unterschiede auch schon relativ geringe, später typisch gewordene Variationen in der „Sonderung“ genügen, um das Material der Chorda ganz oder theils zum Ecto-, Ento- oder Mesoblast zu schlagen.

Ich bin mir wohl bewusst, mit diesen entwickelungsmechanischen Gedanken in hohem Maasse von der Auffassung der beschreibenden Entwickelungsgeschichte, insbesondere von dem in ihr herrschenden Dogma der vollkommenen entwickelungsgeschichtlichen Homologie der Keimblätter der Wirbelthiere abzuweichen. Ich denke jedoch, dass meine Auffassung allmählich Anklang finden wird.

larplatte nicht passiv durch lateral andrängende Seitentheile erfolgt; da bei einem solchen Vorgang zugleich die hier vorhandene eine seitliche Hälfte der Medullarplatte nach der nicht entwickelten Seite hätte herübergeschoben werden müssen, wovon [**145**] nichts wahrnehmbar war. Die oben erwähnte Verlagerung der medianen Theile war wenigstens nicht derart, dass sie auf diese Ursache zurückführbar wäre.

II. Vorgänge in der „operirten" Eihälfte.

Nachdem wir somit das Verhalten der unversehrten Furchungskugel kennen gelernt und in seiner entwickelungsmechanischen Bedeutung erörtert haben, wenden wir uns nunmehr zur anderen Eihälfte, zu dem Verhalten der operirten Zelle.

Das Verhalten dieser Eihälfte zeigte grosse Mannigfaltigkeit schon für die äussere Betrachtung und noch mehr beim Studium des Innern an successiven Durchschnitten. Die dabei wahrgenommene Mannigfaltigkeit von Bildungen lässt auf eine ganze Reihe von Vorgängen schliessen, welche ich in drei Gruppen scheiden will.

Erstens Vorgänge in der Substanz der operirten Eihälfte, welche diese Substanz mehr oder weniger unbrauchbar machen und welche daher als „Zersetzungsvorgänge" bezeichnet werden können, wenn man sich nicht daran stösst, dass darunter auch progressive Vorgänge, nämlich Kernvermehrungen mit einbegriffen werden, deren Producte aber ihrem weiteren Verhalten nach gleichfalls als abnorm aufgefasst werden müssen.

Zweitens Vorgänge, welche verändertes Material der operirten Eihälfte wieder brauchbar machen und zugleich für eine nachträgliche Entwickelung des Weiteren vorbereiten. Diese sollen als „Reorganisationsvorgänge" zusammengefasst werden.

Ihnen folgen dann drittens Vorgänge, welche durch nachträgliche Entwickelung die von vornherein fehlenden Körpertheile in ganz oder fast normaler Vollkommenheit herstellen. Diese Vorgänge werde ich aus weiter unten zu erörternden Gründen als Vorgänge „der Postgeneration" bezeichnen und so von vornherein von der Regeneration entwickelt gewesener, aber in Verlust gerathener Körpertheile zu scheiden.

Zu dem Speciellen übergehend, so ist zunächst vorauszuschicken, dass viele der mit nicht erhitzter Nadel angestochenen Eizellen, trotz dieses groben Eingriffes und trotz grosser Extraovate, sich normal entwickelten[1]; während in anderen [**146**] Fällen mit nur sehr geringem Substanzaustritt gleichwohl die Entwickelung ausblieb. Dies führt zu der Annahme, dass Substanzen sehr verschiedener entwickelungsmechanischer Dignität in der Furchungszelle enthalten sind; und zwar einmal Substanzen, welche für die Entwickelung nicht unerlässlich nöthig sind, und zweitens Substanzen, deren Austritt in sehr geringer Menge aus der Furchungszelle oder deren Störung der Anordnung die Entwickelungsfähigkeit der letzteren aufhebt. Bei dem gegenwärtigen Standpuncte unserer Kenntnisse werden wir die letzteren Substanzen „vorzugsweise" als Kernbestandtheile betrachten.

Ich bemühte mich deshalb bei der Operation mit der kalten Nadel, den Kern durch mannigfache intraovale Bewegungen in der Anordnung seiner Theile zu stören, was mir aber, wie oben schon erwähnt, nur so selten gelang, dass ich es vorzog, fernerhin die Wärme noch als zerstörendes Agens zu Hülfe zu nehmen; wonach dann auch die gewünschte Wirkung eintrat.

Die operirte und durch das Extraovat zum Theil entleerte Zelle füllte sich oft rasch wieder theilweise von der unversehrten Nachbarzelle aus, was besonders deutlich bei Anstich blos einer der vier ersten Zellen nach der zweiten Furchung zu erkennen war [s. S. 156]. Die operirte Zelle erschien gewöhnlich bald weisslich oder wenigstens, statt an der Oberfläche gleichmässig braun zu sein, blos noch dunkel gesprenkelt; und wir werden als Erklärung dieser Erscheinung das Pigment im Inneren um besondere Gebilde angehäuft finden.

1) Hinsichtlich der topographischen Beziehungen der Theile des Eies zu denen des Embryo ist es von Interesse, dass, wenn der Stiel des Extraovates mit dem Ei bezw. Embryo in Verbindung blieb und der Anstich an der schwarzen, „oberen" Hemisphäre erfolgt war, dann dieser Stiel später auf der „ventralen" Seite des Embryo sass [s. Nr. 23, S. 700, wo nicht das zweigetheilte Ei, sondern die Blastula mit dem gleichen Erfolg „oben" angeschoben worden ist].

A. Zersetzungs- und andere abnorme Vorgänge.

Auch bei Anwendung der „heissen“ Nadel verhielten sich die operirten Zellen noch sehr verschieden; und wir wollen zunächst diejenigen Fälle schildern, in denen die operirte Furchungskugel auch späterhin gar keine Entwickelungserscheinungen darbot, weil in diesen Fällen die oben erwähnte erste Gruppe von Vorgängen, die Zersetzungsvorgänge am reinsten zur Ansicht gelangen. Es ist dabei nicht zu übersehen, dass ich, wie mitgetheilt, am Ende der Laichperiode also zu einer Zeit arbeitete, in der die Entwickelung schon an sich leicht in abnormer Weise vor sich geht und störende Einwirkungen weniger leicht ertragen werden [also die Selbstregulationsmechanismen sehr geschwächt sind].

Die Substanz der Furchungskugel blieb auch in diesen extremen Fällen keineswegs unverändert, sondern sowohl der Zell- [**147**] leib wie der Kern gingen Veränderungen ein, welche um so weiter ausgebreitet sich zeigten, je später ich das Ei nach der Operation aufgehoben hatte, also zugleich auch, je weiter die nicht operirte Hälfte bereits entwickelt war; ohne dass ich indess mit dieser letzteren Angabe einen Causalnexus zwischen dem Fortschritten der beiderseitigen Veränderungen andeuten möchte.

1. Zersetzung des Dotters.

In dem Zellleib, also dem Dotter der operirten Zelle, finden sich rundliche oder ovale, von einem einfachen aber scharfen Contour umgrenzte Hohlräume in der Grösse von 10—150 μ und in der Zahl von wenigen bis zu Hunderten schwankend. Der Inhalt dieser „Vacuolen“ ist im Boraxcarmin nicht gefärbt und überhaupt nicht wahrnehmbar, wobei jedoch zu erwähnen ist, dass die Schnitte auf einem feingranulirten Eiweissunterguss liegen, so dass ähnliche Beschaffenheit des ungefärbten Vacuoleninhalts an dünnen Schnitten oft nicht unterscheidbar sein würde; doch habe ich auch an dicken, blos in Canadabalsam liegenden Schnitten den Inhalt nicht wahrnehmen können. Da diese Gebilde dem Begriff der Vacuolen entsprechen, so will

ich den Vorgang ihrer Bildung als „Vacuolisation" des Dotters bezeichnen. Diese Vacuolisation findet sich sowohl im Bereich des mehr protoplasmatischen Bildungsdotters, wie in dem an Dotterkörnern reichen Nahrungsdotter, welche beide noch weniger scharf geschieden sind als gewöhnlich. Die Vacuolisation ist oft so dicht, dass die einzelnen Vacuolen auf dem Querschnittsbilde stellenweise nur durch einen feinen protoplasmatischen Faden von einander getrennt sind; und manchmal sind von diesen Gebilden, die körperlich betrachtet Trennungshäute darstellen, nur noch Reste vorhanden, so dass eine Communication oder Verschmelzung der Vacuolen sichtbar sich ausspricht. Sind nur wenige Vacuolen vorhanden, so liegen sie entweder zerstreut oder in Gruppen beisammen; und letzteren Falles sieht dann der übrige Dotter auf grosse Strecken hin normal aus.

Ausser dieser Vacuolisation finden sich im Dotter Stellen, wo das Protoplasma ein grob-, vorzugsweise aber „feinmaschiges Netzwerk" bildet, welches der Dotterkörner entbehrt und zuweilen durch Einlagerung zahlreicher braunschwarzer oder im durchfallenden Licht leicht in's Grünliche spielender Körnchen ausgezeichnet ist.

2. Abnorme Veränderung der Kerne.

[**148**] In dem Zellleib der operirten Zelle finden sich nun des Weiteren Gebilde eingelagert, welche ich als Kerngebilde auffasse.

a) Um diese Behauptung zu begründen, muss ich zunächst die Beschaffenheit der „normalen" Kerne des Froschkeimes schildern, wie sie sich nach der oben mitgetheilten Behandlung: Erwärmung auf 80° C., Alcohol, Boraxcarmin etc., darstellt. Die Kerne bieten auch hier in den verschiedenen Entwickelungsstufen des Keimes, sowie in den verschiedenen hochgradig differenzirten Zellen derselben Stufe sehr verschiedene Beschaffenheit dar (entsprechend Goette, Ch. van Bambeke u. A.)

In den Furchungskugeln der noch jungen Morulaform des Keimes zeigen sich die Kerne als gleichmässig feinkörnige, röthliche rundliche oder ovale, von einem einfachen Contour begrenzte Masse

von 10—30 μ Durchmesser, welche in sehr feinkörniges, zum Theil farbloses, zum Theil schwarz pigmentirtes Protoplasma eingelagert ist. Ueberwiegend häufig jedoch ist der Kern geschrumpft und es ist zwischen ihm und dem Protoplasma ein grosser leerer Hof; manchmal ist sogar der Kern herausgefallen, sodass man blos den grossen durch mehrere Schnitte hindurchgehenden, aber durch die geschilderte protoplasmatische Umgebung als Kernhöhle charakterisirten Hohlraum sieht.

Gelegentlich fand ich auch eine in der regelmässigen Anordnung ihrer gefärbten Theile wohl erhaltene, aber nur aus wenigen, kurzen, deutlich gekörnten Fädchen bestehende Aequatorialplatte. Die Figuren der anderen Kerntheilungsstadien scheinen, wie oben erwähnt, während der Erwärmung gewöhnlich entweder rückgebildet oder rasch der Endstufe zugeführt zu werden, da sie nur sehr selten zur Beobachtung kommen. (Es ist zu erwähnen, dass den Chromatinkörnchen des Kerns gleichgefärbte Körnchen sich nicht selten zwischen je zwei Furchungskugeln in grösserer oder geringerer Anzahl angehäuft vorfinden); [die benachbarten Furchungszellen begrenzen nämlich oft in der Mitte ihrer Berührungsflächen eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhle. Der Inhalt der Blastulahöhle ist oft in gleicher Weise gefärbt und körnchenhaltig als der dieser Höhle]. Ist die Umgebung des scharf abgegrenzten, röthlichen Kerngebildes stark mit braunen Körnchen durchsetzt, so hat der Kern ringsherum einen dunklen, bei der Besichtigung stark auffallenden Hof. Ist der Kern in Theilung begriffen, so findet sich die braune Körnchenmasse gegen das Ende der Theilung hin manchmal blos an den beiden Polen, also auf den distalen Seiten im Protoplasma angehäuft (s. weiter Seite 473).

[**149**] In dem Blastulastadium zeigen sich die Kerne deutlich durch eine rothe, doppelt contourirte Wandung umgrenzt und stellen runde oder ovale Bläschen von 10—20 μ dar, in deren Innern rothe Körnchen zerstreut oder zu einem weitmaschigen Fadennetz aufgereiht liegen; während der übrige Inhalt fast farblos und äusserst fein granulirt ist, so dass das ganze Gebilde nur blass rosa aussieht.

Auf der Gastrulastufe finden sich in den Dotterzellen

noch wesentlich dieselben Kernbildungen wie in der Blastula, auch noch ebenso blass, aber schon etwas kleiner, nur 8—12 μ im Durchmesser haltend. In den epithelialen Zellen der Keimblätter dagegen fallen die hier noch kleineren Kerne von blos 6—8 μ Durchmesser durch intensivere Rothfärbung, also durch Chromatinreichthum auf; sie sind so dicht aus rothen Körnchen zusammengesetzt, dass ein Kernnetz nicht zu erkennen ist und dass auch der doppelte Grenzcontour schwer zu sehen ist[1]).

Nach der Bildung der Medullarwülste, also im „Embryo", finden wir die Kerne von der Beschaffenheit derjenigen der Epithelien der Gastrulastufe. Die Kerne der Dotterzellen sind aber immer noch blasser und grösser als die der Epithelzellen.

b) In der operirten „nicht" entwickelten Furchungskugel finden sich nun folgende Gebilde, die ich als Kerngebilde ansprechen möchte:

Erstens rundliche oder ovale Gebilde von 20—30 μ, manchmal bis 60 μ Durchmesser, aus gleichmässig, nur blass oder auch intensiver roth gefärbter, äusserst feinkörniger Substanz, welche sich durch einen einfachen aber scharfen Contour von der Umgebung absetzt; sie entsprechen also, abgesehen von abnormer Grösse, in ihrer Beschaffenheit den Kernen der Morulastufe. Manchmal sind diese Gebilde, wohl wieder infolge von Schrumpfung, durch einen farblosen, halbmond- oder ringförmigen scharf umgrenzten Hof von der protoplasmatischen Umgebung geschieden; und andererseits bilden in letzterer angehäufte, braunschwarze Körnchen nicht selten einen Pigmenthof um den Kern. [**150**] Diese Kerngebilde liegen meist solitär und schliessen sich ihrer Beschaffenheit nach an die oben als sehr selten in einer Semimorula beobachteten, aus gleichmässig blassroth gefärbter, einfach contourirter Substanz gebildeten Kerne an.

Zweitens finden sich in diesem nicht in Zellen zerlegten Dotter Gebilde, welche an die bläschenförmigen Kerne der nächst älteren Entwickelungsstufe, der Blastula, sich anreihen und blos

[1]) Die Schilderung dieser normalen Kerne der Morula und Gastrula ist gelegentlich des Wiederabdruckes etwas verbessert worden.]

durch ihre meist, aber nicht immer vorhandene ungewöhnliche Grösse von 40—60 μ sich von ihnen unterscheiden. Sie besitzen eine doppelt contourirte Wandung aus gefärbter Substanz und zeigen im Inneren ein grobmaschiges, aus aneinander gereihten rothen Körnchen gebildetes Fadengerüst; während die Hauptmasse des Inhaltes wiederum äusserst feinkörnig und nur sehr blass roth oder ungefärbt ist. Neben diesen grossen Gebilden finden sich häufig eben solche von mittlerer Grösse (16—30 μ) und sogar solche, welche mit blos 8 μ Durchmesser bis zur Grösse der Gastrula- und der Embryokerne herabgehen, und nur durch ihre Chromatinarmuth und durch dichte, haufenweise Zusammenlagerung sich von den kleinen normalen Kernen dieser Stadien unterscheiden. Solche „Kernnester" vereinigen oft Kerne der verschiedensten Grösse und können aus 6—30 Kernen bestehen. Einige dieser Kerngebilde haben auch wieder einen braunschwarzen Pigmenthof, welcher oft auch das ganze Kernnest umgiebt.

Diese beiden Formen schliessen sich also an normale Kernformen an, und sind blos durch ungewöhnliche Grösse, und die erstere Form noch durch tiefere Färbung von auch im normalen Keime vorkommenden Formen unterschieden.

Eine dritte Gruppe dagegen umfasst vom Normalen in höherem Maasse abweichende Bildungen; nämlich rundliche oder ovale Gebilde von 8—30 μ aus tief dunkelroth gefärbter, nur äusserst schwach gekörnter, fast homogen erscheinender Substanz, welche mehr oder weniger zahlreiche, anscheinend leere, vacuolenartig abgerundete Hohlräume einschliesst. Sie sind von einem einfachen, aber scharfen Contour umgrenzt. Diese scharfe, gerundete Umgrenzung und das grosse Vermögen Farbstoff aufzunehmen sind in diesem Falle die alleinigen Charaktere, welche mich veranlassen, diese Gebilde nicht dem Zellleib, sondern den Kerngebilden zuzuzählen. Ist die Körnelung der rothen [**151**] Substanz deutlicher und die Vacuolisirung derselben so hochgradig, dass die rothe Substanz im Inneren nur noch dünne Septa darstellt, so erhalten diese Gebilde (Taf. VI Fig. 2 K') ein der soeben beschriebenen zweiten Form etwas ähnliches Aussehen. Auch die dieser dritten Gruppe zuge-

hörigen Bildungen liegen oft zu mehreren, 3—6 und mehr, dicht bei einander, und bilden so gleich der vorigen Nester, welche gelegentlich von mehr oder weniger reich angesammeltem, braunpigmentirtem oder unpigmentirtem Protoplasma umgeben sind (Fig. 2KN). Auch kommen in manchen Nestern die Gebilde beider Gruppen vermengt vor.

Einige Male fand ich grosse Kerne von 30—40 μ mit doppelt contourirter, rother Wandung, welcher letzteren im Inneren zunächst einzelne rothe Körnchen anlagen; während weiter einwärts zahlreiche, verwirrt liegende, durch einfach aufgereihte Körnchen gebildete Stäbchen eine zweite Schicht bildeten, die nach innen noch einen grösseren farblosen Raum freiliess.

Diese soeben geschilderten Kerngebilde der operirten Zelle finden sich in dem Dotter, ohne eine Prädilectionsstelle erkennen zu lassen. Insbesondere finden sie sich nicht in grösserer Anzahl in der Nähe der entwickelten Hälfte des Keimes und sind dieser Hälfte auch nirgend derart genähert, dass anzunehmen wäre, sie seien aus derselben herübergetreten[1]).

Demnach verbleibt nur die Möglichkeit, sie von dem „Furchungskern" der „operirten" Furchungszelle herzuleiten. Für diese Annahme spricht auch, [dass dieselben Gebilde sich einige Male auch in Extraovat vorfanden (s. S. 468) und] dass dieser Kern ja bekanntlich eine grosse Neigung zur Vermehrung zeigt. Ueber die Ursache der Besonderheiten der in unseren Fällen gebildeten Kerne vermag ich nichts auszusagen.

Dagegen ist es von hohem Interesse und zeugt gleichfalls für die Richtigkeit unserer Auffassung über die Abstammung dieser abnormen Kerne, dass sich ganz dieselben drei Arten von Kerngebilden (wie auch die oben beschriebene Vacuolisation des Dotters) bald nach der Befruchtung von Eiern finden, welche, ohne operirt zu sein, blos in Folge lange Zeit verhaltener Laichung nach der Befruchtung sich nicht entwickelten.

[[1]) Bezüglich der Behauptung eines Autors, es liege Polyspermie vor, siehe die frühere Angabe S. 470 Anm. und Nr. 31.]

Wenn man sie hier von dem Eikern oder Spermakern ableiten wollte, von denen eine Tendenz zur Vermehrung bis jetzt nicht bekannt [**152**] ist, so würde man damit für dieselbe Bildung eine andere Abstammung annehmen müssen als in den normal getheilt gewesenen operirten Eiern, wo kein Ei- und Spermakern mehr vorhanden war. Und da in den im Ganzen entwickelten Eiern keine Gelegenheit zum Uebertritt aus einer entwickelten Hälfte gegeben ist, so ist das Gemeinsame beider Fälle, welches als die gleiche Quelle der gleichen Bildungen angesehen werden kann, nur der Furchungskern.

3. Demarcation und Verbindung beider Eihälften.

Von Interesse und Wichtigkeit ist ferner das Verhalten beider Eihälften gegen einander.

Häufig bildet sich eine schon äusserlich sichtbare Abgrenzung dadurch aus, dass die entwickelte Hälfte etwas grösser wird als die operirte und ihren Rand gegen die letztere etwas einzieht[1]), so dass auf dem Blastulastadium eine dem Urmundsaume ähnliche Furche entsteht.

Auf dem Durchschnitte sieht man schon in frühen Stadien häufig eine deutliche Demarcationslinie als den Ausdruck einer besonderen „Demarcationsschicht". Diese stellt eine 4—8 μ dicke Lage feinkörniger, also von Dotterkörnern freier, theils farbloser, theils schwach roth gefärbter und in der Nähe des oberen Randes zum Theil schwarzbraun pigmentirter Substanz dar, welche man für Protoplasma halten kann, das von einer der beiden Furchungskugeln abgeschieden worden ist. Ich vermuthe, dass sie von der operirten Zelle herstammt, da sie mit ihr in Continuität steht, und die Zellen der lebenden Hälfte sich an manchen Stellen durch eckigen Spaltraum gegen sie absetzen. Diese Demarcationsschicht geht gewöhnlich von der freien Oberfläche des Eies aus und dringt ungleich tief, manchmal bis zu einem Drittel des Eidurchmessers ein.

[1]) Dies bekundet also schon eine gewisse Tendenz, die Wunde zu schliessen, welche später H. Driesch an Seeigel-Halbbildungen und ich an älteren Halbbildungen des Frosches in höherem Maasse beobachtet haben (s. Nr. 26, S. 45)].

An den Stellen, wo diese Demarcationsschicht fehlt, kommt es vor, sofern nicht die Zellen der entwickelten Hälfte sich in einem Spalt von der operirten absetzen, dass beide Eihälften unmittelbar sich berühren, und eine scharfe Grenze an diesen Stellen nicht erkennbar ist, weil die Zellen dieser Stelle der lebenden Hälfte auf der Seite nach der operirten Hälfte hin selber keine scharfe Umgrenzung darbieten, während dies an dem anderen Theil ihrer Peripherie doch ausgesprochen der Fall ist.

[**153**] Dies führt uns zu einem anderen Verhalten der operirten Zelle. Nur etwa bei einem Dritttheil aller microtomirten Halbbildungen sind die oben beschriebenen Veränderungen des Dotters und die abnormen oder wenigstens abnorm zusammengelagerten Vermehrungsproducte des Furchungskernes vorhanden (abgesehen davon, dass in manchen Fällen diese abnormen Derivate des Furchungskernes fehlten, sich aber im Extraovat vorfanden).

B. Reorganisation der operirten Eihälfte.

[**246**]. Schon bei vielen Eiern, welche die beschriebenen Abnormitäten darbieten, finden sich in der operirten Hälfte zugleich Anzeichen von Vorgängen, welche auf eine nachträgliche Organisation der operirten Eihälfte hindeuten und damit die nachträgliche Bildung der fehlenden Körperhälfte [unter Verwendung des Materiales der operirten Eihälfte] anbahnen[1]); das Gleiche ist noch in höherem Maasse und schon in früherer Zeit der Fall bei Eiern, welche in der operirten Hälfte die beschriebenen Abnormitäten vermissen lassen.

Diese Reorganisationserscheinungen in der operirten Zelle sind formal in dreierlei Weise aufgetreten. Es wird sich aber zeigen, dass zwei davon in ihrem Wesen nicht sehr von einander unterschieden sind; und wir werden auch in der Lage sein, wenn

[1]) Ueber die Nachbildung der fehlenden Körperhälfte ohne Verwendung des Materials der operirten Eihälfte siehe Nr. 26 S. 45].

auch nicht die Ursachen der Vorgänge selber, so doch die Ursachen ihrer Verschiedenheiten anzugeben.

1. Erste Art der Reorganisation.

a) Nucleisation.

Neben allen oben beschriebenen Stufen von Halbbildungen aus der entwickelten einen Furchungskugel, von der Semimorula bis zum Hemiembryo finden sich nämlich in der operirten Zelle Zellkerne von normaler, den oben (S. 462) unterschiedenen Altersstufen entsprechender Beschaffenheit vor. Diese verschiedenen Altersstufen sind in der operirten Zelle derart vertreten, dass neben einer Semimorula nur die entsprechend jungen, nicht scharf contourirten, wenig Chromatin enthaltenden normalen Formen vorkommen. Zugleich sind diese jungen Kerne der operirten Zelle häufig von einem relativ grossen Hof feinkörnigen Dotters umgeben, in welchem dicht um den Kern meist reichlich braune Pigmentkörnchen gelagert sind. Bemerkenswerth ist dabei, dass diese Kerne meist kleiner als die in der entwickelten Hälfte sind.

[**247**] Bei älteren Keimen, neben Halbbildungen der Blastula- und Gastrulastufe findet man gleichfalls oft diese jugendlichen Kernformen neben schon kleineren, schärfer contourirten und deutlich gefärbten, also älteren Formen vor.

Diese normal beschaffenen Kerne sind in dem Dotter der operirten Zelle vertheilt und der Dotter selbst zeigt in vielen Fällen auch bei genauester Besichtigung keine Scheidung in einzelne Zellen; während auf der entwickelten Seite die einzelnen Zellen scharf geschieden sind.

Von besonderer Wichtigkeit ist nun die Frage nach der Herkunft dieser Kerne. Dieselbe lässt sich durch die genaue Beachtung ihrer Lagerung und die Verwerthung einiger anderer Erscheinungen mit ziemlicher Bestimmtheit lösen und auf zwei Quellen zurückführen.

1. Nucleisatio in loco.

Erstens sprechen Thatsachen dafür, dass diese Kerne von dem Furchungskern der operirten Zelle abstammen können.

Es wurde oben schon erwähnt, dass gegen Ende der Laichperiode partielle Entwickelung des Eies auch ohne Operation vorkommt. In mehreren solcher Eier waren sogar blos drei oder vier Zellen von der Beschaffenheit der Zellen im Stadium des Ueberganges von der Morula- zur Blastulastufe vorhanden; während die ganze übrige Eimasse nicht in Zellen gegliedert war, aber an manchen Stellen mit den oben beschriebenen Formen abnormer Kerne, wie auch auf grosse Strecken, hin mit „jugendlichen", normal aussehenden Kernen in grosser Anzahl durchsetzt war. Manchmal war gerade in der Umgebung der wenigen normalen Zellen die Eisubstanz so stark vacuolisirt, dass an einen Uebertritt von Kernen aus diesen nicht gedacht werden kann. Wir werden also anzunehmen haben, dass der Furchungskern theils abnorme, theils anscheinend normale Derivate gebildet habe, was ja in diesen Fällen mit Sicherheit schon daraus hervorgeht, dass überhaupt alle Kerne von dem einen durch die Vereinigung des Samen- und des Eikernes gebildeten ersten Furchungskern abstammen[1]).

[**248**] In den Fällen, in welchen ich diese im ungegliederten, das heisst nicht in Zellen zerlegten Dotter befindlichen, normal aussehenden Kerne von dem der betreffenden Eihälfte zugehörigen Furchungskern ableiten zu müssen glaube, sind die Kerne selber im Dotter unregelmässig vertheilt, manchmal liegen mehrere Kerne in einer Reihe und bilden mit ihren nach beiden Seiten lang ausgezogenen Pigmenthöfen deutliche Bogenlinien. Eine Beziehung zur Abgrenzungsebene gegen die entwickelte Eihälfte ist nicht wahrnehmbar.

1) An Vielkernigkeit durch Polyspermie ist in den hier geschilderten Fällen, obgleich sie gelegentlich gegen Ende der Laichperiode am Froschei vorkommt, nicht zu denken; die Erscheinungen bei der Polyspermie sind trotz mancher Aehnlichkeit doch wesentlich andere.

2. Nucleisation der operirten Eihälfte durch Nucleitransmigration.

Andererseits aber kommt es auch vor, dass die noch in geringer Anzahl vorhandenen, normal gestalteten, jugendlichen Kerne der operirten Eihälfte nahe an der entwickelten Hälfte liegen und in deren Nähe dichter gestellt sind, während sie in der distalen Seite noch fehlen. Gelegentlich findet man auch einen Kern gerade in oder unmittelbar neben einer, aber alsdann stets nur ganz dünnen „Demarcationslinie". Hinter einer dicken Demarcationslinie, oder an Stellen, wo die Zellen der entwickelten Seite durch einen Spalt von der operirten geschieden sind, desgleichen hinter der durch die heisse Nadel hervorgebrachten dicken Scholle von geronnenem Dotter, fehlen die normalen Kerne bei manchen Eiern auf dem Stadium der Morula und Blastula entweder ganz, oder es sind blos wenige Kerne in grossen Abständen vorhanden.

Dies alles deutet schon auf einen Uebertritt von Kernen aus der entwickelten Hälfte hin, welcher an den Stellen erfolgte, wo keine hindernde Scheidung beider Eihälften stattgefunden hat.

Ich habe nun noch zweierlei Beobachtungen gemacht, welche diese Vermuthung für manche dieser Kerne zur Gewissheit steigern. In der Gegenhälfte einer Semiblastula fand ich die wenigen vorhandenen Kerne in zwei lange Bogenlinien geordnet, welche letztere von dem Dache der Semiblastula ausgingen und durch die in der Richtung der Bogen zu langen Schweifen ausgezogenen schwarzen Höfe der Kerne noch deutlich die Bahnen der von der entwickelten Hälfte entfernteren Kerne erkennen liessen.

In diesem Präparate ist von den Grenzzellen des Daches der Semiblastula gerade keine im Momente der Theilung fixirt, so dass der unmittelbare Kernübertritt nicht gesehen werden kann. Dies letztere ist mir nun aber an einigen anderen Präparaten aufzufinden gelungen. Auf der Morula- und jungen [**249**] Blastulastufe findet man, wie S. 468 erwähnt, manchmal Grenzzellen der entwickelten Hälfte nur nach dieser letzteren Seite hin wohl abgegrenzt, während nach der operirten Hälfte hin die Grenze fehlt, so dass diese Zellen

continuirlich in die Substanz der unentwickelten Hälfte übergehen; ein Verhalten, wie es bekanntlich auch normal nach der ersten wagrechten Furche des Froscheies und noch weit länger bei den meroblastischen Eiern am Keimrande sich vorfindet. Enthalten diese Zellen in unserem Falle einen ruhenden Kern, so liegt derselbe gegen die, durch eine benachbarte Spalte oder Demarcationslinie leicht zu ziehende, Grenzlinie beider Hälften hin, also nach der unentwickelten Hälfte hin, verschoben: dies manchmal derart, dass der Kern auf diese Linie selber zu liegen kommt. In zwei Fällen waren aber solche Kerne gerade in Theilung; und man sah so die eine Kernhälfte 20—40 μ weit in die unentwickelte Eihälfte hineinragen. Zugleich sah ich einmal, wie die dieser Kernhälfte zugehörige Hälfte des Pigmenthofes dem Kern selbst weit (20 μ) vorausgeeilt war; während an der anderen, in der Zelle verbleibenden Hälfte der halbe Pigmenthof, entsprechend der früher gemachten Angabe, gleichfalls auf der distalen Seite des Kernes, aber letzterem näher gelegen war.

Diese Erscheinungen des Uebertrittes von Kernsubstanz aus der entwickelten in die operirte Hälfte habe ich sowohl auf der Blastula- wie auf der Gastrulastufe der ersteren Hälfte beobachtet.

Somit ist erwiesen, dass eine Versorgung der operirten Eihälfte mit neuen Kernen von der entwickelten Hälfte aus, also eine **„Nucleitransmigration“** vorkommt; und die obigen Mittheilungen machen es wahrscheinlich, dass dieser Vorgang manchmal in ausgedehnter Weise stattfindet. Doch lässt sich natürlich später nicht nachweisen, wie viele der anscheinend normal beschaffenen Kerne der operirten Hälfte diese Abkunft haben, wie viele dagegen von dem ursprünglichen Furchungskerne abstammen. Wahrscheinlich ist es dagegen, dass die Transmigration der Kerne nur im Anschluss an die Kerntheilung innerhalb einer an die unentwickelte Hälfte anstossenden Zelle vor sich geht, weil ohnedies die Zelle selbst ganz kernlos werden würde.

Es ist vielleicht von Bedeutung, dass die normal beschaffenen, [**250**] als übergetreten aufgefassten Kerne mit einem feinkörnigen

Protoplasmahof umgeben sind, von dem, nach dem direct beobachteten Kernübertritt zu urtheilen, vielleicht ein Theil aus der entwickelten Hälfte [nebst Centrosomen? s. Nr. 26, S. 34] mit übergetreten ist.

Häufig beobachtete ich an den normal aussehenden Kernen der unentwickelten Eihälfte schöne Kerntheilungsfiguren. An jugendlichen, noch mit einem Pigmenthof umgebenen Kernen war dabei ein eigenthümliches Verhalten der Pigmentsubstanz wahrzunehmen. Zur Zeit der Aequatorialplatte ist das Pigment manchmal blos an den Seiten des Kernes, also neben der Aequatorialplatte als gerader Streif oder als Pigmentanhäufung vertreten, während die Umgebung der Pole der Kernspindel vollkommen pigmentfrei ist. Auf späteren Stadien der Theilung dagegen ist manchmal das Pigment nur an den beiden „distalen" Seiten der Umgebung der Kernpole angehäuft. Zwischen diesen Extremen kommen alle Uebergangsformen vor. Einmal sah ich auch einen blassen, in Theilung begriffenen und von Pigment umgebenen Kern sehr lang ausgezogen und zugleich in Form einer Halbkreislinie gebogen.

Auf späteren Stadien der Blastula oder Gastrula findet man die übergetretenen Kerne manchmal schon ziemlich gleichmässig in der operirten Eihälfte vertheilt, so dass anzunehmen ist, dass die übergetretenen Kerne allmählich tiefer in die noch nicht mit Kernen versorgte Dottermasse eindringen, bis eine manchmal annähernd gleichmässige Vertheilung hergestellt ist. Und bei dieser Vertheilung der Kerne in einer nicht cellulirten Masse ist natürlich der oben (S. 472) für die Transmigration geltend gemachte Grund hinfällig, zufolge dessen die Kernwanderung nur im Anschluss an eine Kerntheilung vor sich gehen konnte. Vielmehr lassen die Beispiele der Wanderung des Keimbläschens vor der Bildung des ersten Richtungskörperchens, später die Rückwanderung, ferner die Wanderung des Samenkernes im Ei, besonders während seiner blossen Penetrationsbahn, auf welcher er, wie ich gezeigt habe, noch nicht dem Eikern entgegengeht, sondern einfach in die Eimasse eindringt, daran denken, dass auch hier vielleicht eine von der Kerntheilung

unabhängige Ortsveränderung der Kerne stattfinden kann. [Es müssen also auch ohne gleichzeitige Kerntheilung energische attractive und tractive Wechselwirkungen zwischen Zellkern und Protoplasma vor sich gehen.] Jedoch setzen die vacuolisirten Theile des Dotters und noch mehr die durch die heisse Nadel geronnene, [**251**] schwach gelblich schimmernde Dotterscholle, sowie die unmittelbare Umgebung der Kernnester, dieser Wanderung der normal gestalteten Kerne einen besonderen Widerstand entgegen.

In anderen Fällen sind auch neben einer „Semigastrula" in der operirten Eihälfte nur „wenige" und zugleich noch „neben" der entwickelten Hälfte gelegene, normale Kerne wahrnehmbar; so dass also zu vermuthen ist, dass der Uebertritt in diesen Fällen erst in späterer Zeit erfolgt oder nur sehr langsam vor sich gehen konnte. Desgleichen scheint auch die Vertheilung der bereits übergetretenen Kerne in dem Dotter der operirten Zelle manchmal langsam vor sich zu gehen.

Wir werden im Weiteren sehen, dass die als normal beschaffen bezeichneten Kerne weitere Stufen der Entwickelung durchmachen, während die abnorm beschaffenen oder nur abnorm zu Nestern zusammengelagerten Kerngebilde dieser Entwickelung so lange Widerstand entgegensetzen, bis sie von weiter entwickelten Zellen eingeschlossen und allmählich verzehrt worden sind.

Von Interesse ist auch, dass die abnorm gestalteten, sowie die annähernd normal gestalteten, aber zu Nestern zusammenliegenden also gleichfalls ein abnormes Verhalten darbietenden Kerne schon die rothe bläschenförmige Beschaffenheit darbieten, während die anderen, von mir für normal gehaltenen, im Dotter vertheilten Kerne noch die fast farblose Jugendform mit Pigmenthof zeigen; und ferner, dass manche dicht neben einer Semigastrula gelegenen Kerne gleichfalls diese Jugendform darbieten und mit einem grossen Pigmenthof umgeben sind, während in der Gastrula selber solche Kerne nicht mehr sich vorfinden; so dass es scheint, als habe die übergetretene Kernhälfte sich in dem Dotter der unentwickelten Hälfte zu einem früheren Stadium verjüngt [?]. Weiteres siehe Nr. 30, S. 3.

b) Nachträgliche Cellulation der operirten Eihälfte.

Erörtern wir nun das Verhalten des Dotters zu den in in ihm vertheilten, scheinbar normal beschaffenen Kernen.

Während in der entwickelten Hälfte zur Zeit der Morula und Blastula die Gliederung in Zellen meist sehr leicht sichtbar ist, indem auf den Durchschnitten deutliche Linien feinkörniger, an Dotterkörnern freier Substanz an den Berührungsflächen der Zellen die Zellgrenzen markiren, und während an vielen anderen Stellen durch einen feinkörnigen Saum sich abgrenzende, stark gerundete, also in beginnender Framboisia minor begriffene [**252**] Zellen Lücken zwischen sich lassen, so erscheint auch nach der Vertheilung normal beschaffener Kerne im ganzen Dotter der operirten Hälfte derselbe oft noch als eine einzige zusammenhängende und nirgends durch die beschriebenen Linien in Zellterritorien gesonderte Masse.

Doch ist in manchen Präparaten, wohl als Vorläufer einer solchen Sonderung in Zellen, eine Zunahme der Menge des feinkörnigen Bildungsdotters um die Kerne wahrnehmbar; und ausserdem treten Radiationsfiguren, sogenannte Sonnen, um die Kerne auf (s. Tafel VI Fig. 1). Diese Radiationen bestehen darin, dass auf dem Durchschnittsbilde radiäre Züge von feinkörnigem Dotter die Masse der groben Körner des Nahrungsdotters in radiär geordnete keilförmige Segmente zerlegen, und dass an denjenigen Stellen, wo diese Dotterstrahlen sehr dünn sind, die meist ovalen Dotterkörner mit ihrer Längsaxe in Richtung des Radius gestellt sind. [Centrosomen waren bei der angegebenen Vorbehandlung der Objecte nicht wahrnehmbar.] Zwischen benachbarten Sonnen ist fast immer ein Streifen nicht radiirter Substanz wahrnehmbar.

Diesem Stadium der Bekernung oder Nucleisation des Dotters folgt dann die wirkliche Zerlegung der Dottermasse in den einzelnen Kernen zugehörige Zellleiber, die Cellulation. Diese Sonderung bekundet sich durch die Ausbildung der feinkörnigen, an Dotterkörnern freien Trennungslinien und stellenweise auch durch

das Vorhandensein von Lücken zwischen den abgerundeten Seiten benachbarter Zellen.

Diese Cellulation des Dotters geht ebenso wie die Nucleisation desselben zu sehr verschiedenen Zeiten vor sich. Sie kann neben einer Semigastrula noch fehlen und neben einer jungen Semimorula oder Semiblastula schon in dem Maasse vorhanden sein, dass die Zellen nur wenig grösser sind als in der normalen Hälfte [s. Nr. 26, S. 45].

Die Ausbreitung dieser Cellulisation im Raume zeigt ein typisches Verhalten, welches von besonderer Wichtigkeit ist: Die nachträgliche Cellulation der operirten Eihälfte beginnt stets unmittelbar neben der entwickelten Hälfte und schreitet von da aus continuirlich fort[1]), [kann aber um mehrere Kerne gleichzeitig stattfinden. Siehe auch Nr. 26, S. 35.]

[**253**] Einige Male habe ich eine isolirte Zelle in ringsum noch nicht cellulirter Substanz aber in der Nähe der entwickelten Hälfte liegend gesehen.

Die Zellen, in welche die operirte Furchungskugel auf diese Weise nachträglich zerlegt wird, sind von sehr verschiedener Grösse innerhalb desselben Präparates: meist etwas, manchmal aber auch mehreremale grösser als die Dotterzellen der entwickelten Hälfte; vereinzelt kleiner; grosse und kleine Zellen liegen unmittelbar nebeneinander. Gelegentlich sah ich Theilungserscheinungen an den grösseren Zellen, so dass also die durch secundäre Zerlegung des bekernten Dotters gebildeten Zellen auch der weiteren Zerlegung durch Theilung fähig sind, gleich den Furchungs-

1) Solche Eier bieten alsdann ein ähnliches Verhältniss dar, wie erst am Ende der Laichperiode befruchtete nicht operirte Froscheier. Die Durchfurchung bleibt nämlich gegen Ende der Laichperiode auf der unteren, weissen Hälfte manchmal lange aus; und noch ausgesprochener ist dies auch schon zur normalen Zeit an „Rieseneiern" vom 2—2½fachen des normalen Durchmessers. Daselbst ist die mittlere Hälfte der Unterseite des Eies oft noch ganz ungefurcht, während die obere, schwarze Seite schon in ganz feine Theile zerlegt ist. Diese Rieseneier „beweisen" also direct die Haeckel-Balfour'sche Hypothese, dass die partielle Furchung durch die Anhäufung grösserer Mengen von Dotter im Ei bedingt sei; während derselbe Effect an Eiern von normaler Grösse gegen Ende der Laichperiode wohl auf eine Abnahme der sondernden Kräfte zurückzuführen ist.

kugeln. Zu derselben Annahme gelangen wir durch die Beobachtung, dass auf dem Stadium des Hemiembryo der einen Hälfte die andere, operirte Hälfte, wenn oder so weit sie überhaupt cellulirt ist, meist aus kleinen Zellen gebildet sich zeigt.

Worin eigentlich die Reorganisation innerhalb der anscheinend mit Abkömmlingen des der operirten Eihälfte zugehörigen Furchungskernes versorgten Dotterpartien besteht und an welchem von beiden Theilen sie sich vollzieht, wissen wir nicht. Wir sahen blos, dass die mit der Kerntheilung normaler Weise verbundene Dottertheilung in Zellen ausgeblieben war, vermögen aber nicht zu beurtheilen, ob dies durch Veränderung des Dotters oder der Kerne oder beider bedingt war. Und deshalb entzieht es sich uns zugleich, durch welches Theiles Reorganisation nun die nachträgliche Radiation und Cellulation des Dotters ermöglicht wurde, und auf welchen Wirkungen und Ursachen sie beruht. In denjenigen Theilen, welche mit transmigrirten Kernen versehen worden sind, könnte man vermuthen, dass der Einfluss dieser normalen Kerne eine Reorganisation des Dotters bewirkt habe. Und da die Cellulation stets nur in Berührung mit [**254**] schon cellulirtem Material vor sich ging, so liegt es nahe, in dieser Berührung einen zu höherer vitaler Gestaltung anregenden Einfluss anzunehmen.

Die soeben geschilderte Art der nachträglichen Cellulation des Dotters erstreckt sich, in Gleichem wie oben von der Nucleisation desselben berichtet wurde, nur auf die nicht sichtbar veränderten, nicht vacuolisirten und nicht mit abnormen Kernen versehenen Theile; während die in dieser Weise abnormen Partien durch einen weiterhin zu schildernden, abweichenden Modus und zwar erst später wieder verwendbar gemacht werden.

Die in dem Dotter der unentwickelten noch nicht cellulirten Eihälfte zerstreuten Kerne erinnern auf dem Stadium grösserer Protoplasmaansammlung um sie mit ihren radiärsn Protoplasmaausläufern etwas an die plasmodienartigen Zellen, welche Kupffer und Gensch[1]) in dem Dotter der Knochenfische beobachtet haben, und des-

[1]) H. Gensch, Die Blutbildung auf dem Dottersack bei Knochenfischen. Arch. f. micr. Anat. 1881. Bd. 19. S. 146.

gleichen an die ähnlichen Bildungen, die RÜCKERT[1]) bei Selachiern neben dem Rande der Keimscheibe gefunden und Merocyten genannt hat. Die Merocyten RÜCKERT's sind durch ungewöhnliche Grösse oder durch grössere Zahl der Kerne ausgezeichnet[2]), während hier bei uns die übergewanderten Kerne die normale Grösse haben.

Gemeinsam aber ist den von diesen Autoren beschriebenen Bildungen und den unseren, dass sie sich für die Verwendung der Dottermasse zum Aufbau des Organismus nützlich erweisen, wie wir bezüglich der unseren aus der weiter unten zu schildernden Postgeneration ersehen werden. Dagegen bekunden die von mir beobachteten abnorm beschaffenen, durch ihre Grösse jedoch den grossen Kerngebilden dieser Autoren entsprechenden Kerne in Bezug auf Nützlichkeit, so viel ich bis jetzt sehe, zunächst das entgegengesetzte Verhalten, indem gerade an denjenigen Stellen, wo sie lagern, die Cellulation ausbleibt; [**255**] ja manchmal werden sie ganz an den Rand gedrängt, durch geordneten Zusammenschluss der unterliegenden Zellen abgesondert und so eliminirt, also ganz von der Verwendung zum Aufbau des Organismus ausgeschlossen.

Die erste Art der Reorganisation der operirten Eihälfte bestand in der Versorgung derselben mit einer „grösseren Anzahl" von Kernen, und in der „nachträglichen" Abgliederung von Zellterritorien um jeden dieser vielen Kerne. Auf diese Weise werden aber, wie erwähnt, nur die nicht sichtbarlich veränderten Partien des Dotters reorganisirt, und auch diese nicht immer, denn mehrere Male sah die nicht entwickelte Gegenhälfte einer Semiblastula auf den optischen Durchschnittsbildern normal aus und war auch nicht allenthalben durch eine Demarcationslinie von ersterer geschieden, und gleichwohl waren keine Kerne in ihr auffindbar.

1) F. RÜCKERT, Zur Keimblattbildung bei Selachiern. München 1885.

2) Dies legt den Gedanken nahe, dass vielleicht manche meiner „Kernnester" mehr den Merocyten RÜCKERT's entsprächen, und dass deshalb die Kernnester so lange persistiren, nämlich bis alle hochgradig veränderte Dottersubstanz wieder assimilirt wäre. Doch scheint mir dies in Folge des oben angeführten Verhaltens weniger zutreffend.

2. Zweite Art der Reorganisation der operirten Eihälfte.

Die vacuolisirten Partien des Dotters und die Bezirke mit den abnormen Kernen bleiben bei dieser ersten Art der Wiederverwendung stets unbetheiligt. Wo diese Substanzen unmittelbar neben der lebenden Hälfte liegen, ist der Uebertritt von Kernen lange Zeit ganz gehemmt; und frühestens am Ende der Blastulastufe fand ich Bilder, welche auf eine zweite Art der Reorganisation hindeuten, und zwar auf eine Reorganisation, die sich vorzugsweise auf diese hochgradig abnormen Substanzen erstreckt.

Neben einer solchen Semiblastula sieht man eine oder wenige vollkommen abgegrenzte, rundliche Zellen jenseits der Medianebene in die noch an Dotterkörnern reichere Partie zwischen den Vacuolen eingelagert und halb oder fast ganz von dieser Substanz umschlossen. Diese Zellen weichen durch ihre rundliche Gestalt, wie auch durch verschiedene bald etwas erheblichere, bald geringere Grösse und durch grösseren Gehalt an Dotterkörnern von den polyedrischen Zellen der normalen Nachbarschaft in der entwickelten Hälfte ab; aber sie führen immer Kerne von derselben Beschaffenheit als diese normalen Zellen. Nur äusserst selten habe ich noch jenseits dieser rundlichen, im Verhältniss zu den durch Modus I gebildeten Zellen kleinen Zellen noch einen freien Kern in der Dottersubstanz gesehen.

Derselbe Modus ist auch neben Semigastrula und Hemiembryones zu beobachten, und geht auch von den Dotterzellen [**256**] dieser Gebilde aus und kann sich tiefer in die unentwickelte Hälfte hineinerstrecken.

Ich glaube diese Erscheinung so auffassen zu müssen, dass die schon weiter entwickelten, kleineren Zellen oder ihre Kerne fähig sind, auch in höhergradig veränderten Dotter einzudringen und ihn „wieder zu beleben“; bestehe diese Wiederbelebung nun darin, dass die Zelle an der Grenze den anliegenden Dotter „als Nahrung aufnehme“ und bei der Theilung dieser Zellen dann die eine der Tochterzellen in dem ur-

sprünglich fremden Gebiete liegt; oder dass bei einer Theilung, wie beim ersten Modus, der Kern mit sehr wenig Protoplasma übertritt, mit dem Unterschied jedoch, dass er dann aber nicht weiter wandert und sich nicht eher theilt, als bis die Umgebung durch seinen Einfluss wieder so weit belebt ist, dass er sie um sich zu einer abgeschlossenen Zelle gruppirt. Welches von beiden das Richtige ist, ob Verdauung und neue Assimilation auch des Bildungsdotters, oder directe Wiederbelebung [des Nichtlebenden aber noch Lebensfähigen], ist vorläufig nicht zu sagen[1]).

Diese zweite Art des Reorganisation ist vielleicht ähnlich der von Rückert bei Selachiern beschriebenen normalen Verwendungsweise von Kernen zum Aufbaue des Embryo, indem daselbst die

[[1]) Diese Stelle ist sehr missdeutet worden, besonders von O. Hertwig (Ueber den Werth der Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. micr. Anat. Bd. 42. 1893/94).

Meine Auffassung beruht auf der von W. Preyer betonten und von mir, wie ich sehe, mit Unrecht als allgemein bekannt vorausgesetzten Unterscheidung von „Nicht mehr Lebendem, aber noch Lebensfähigem" und wirklich „Todtem", nicht wieder zu Belebendem. Welcher Grad von Veränderungen die Grenze zwischen beiden darstellt und ob resp. woran dieses Grenzstadium microscopisch zu erkennen ist, ist unbekannt; daher wäre es müssig, hier bei dieser Gelegenheit bestimmte Unterscheidungen machen zu wollen. Jedenfalls lag es mir fern, wirklich Todtes im Sinne Preyer's direct (nicht durch Verdauung und neue Assimilation) wiederbelebt werden zu lassen (Weiteres siehe S. 79 „reparative Assimilation").

Von „todter" Substanz spreche ich hier, das heisst in diesem Abschnitt, wo es genauer darauf ankommt, blos beim dritten Modus der Reorganisation, welcher bei sichtbar veränderter Substanz stattfindet und erwähne dabei zugleich (S. 484), dass diese Reorganisation „zweifellos auf dem Wege der Verdauung und Assimilation" durch die Zellen vor sich gehe. In den früheren Abschnitten dagegen habe ich allerdings oft statt von der „ihrer eigenen Entwickelungsfähigkeit beraubten Eihälfte" kurz von der „operirten" oder der „getödteten" Eihälfte gesprochen.

Es kann aber überhaupt als zweifelhaft aufgefasst werden, ob das Ausbleiben der Cellulation des mit Kernen versehenen Dotters wirklich auf „Nichtleben" des Dotters beruht und vielleicht sogar auch, ob es bei dem Vorhandensein sichtbarer Veränderungen des Dotters durch diese bedingt ist, oder ob nicht etwa der Mangel an Centrosomen oder die Schwäche derselben die Ursache ist; in diesem Falle wäre dann nicht eine „Wiederbelebung" des „nichtlebenden" Protoplasmas nöthig, sondern eine Vermehrung und Vertheilung resp. Activirung von Centrosomen. Diese Auffassung ist aber wieder davon abhängig, ob Kernvermehrung ohne Centrosomen möglich ist. Wir kommen also bei jeder Deutung auf Unbekanntes.]

kleinen, neben der Keimscheibe sich findenden Kerne mit ihrem kleinen Protoplasmamantel sich vom Dotter allmählich ablösen und neue Zellen bilden. In beiden Fällen findet Abgliederung des Materiales gleich in „kleine Zellen, allmähliches Vorrücken" dieses Prozesses im nicht ganz belebten Materiale und Verwendung für den Organismus statt.

Auf diese Weise sah ich grössere Strecken der operirten Hälfte wieder belebt; neben einer Semiblastula fand sich bereits die ganze zweite Hälfte des Daches durch solche, noch unregelmässig gestaltete, meist rundliche Zellen gebildet, während der übrige Theil der operirten Furchungskugel noch nicht cellulirt war. Zwischen den neuen wohlabgegrenzten Zellen waren auch Reste noch nicht verwendeten Dotters vorhanden.

Diese Art der Reorganisation vervollkommet vielfach das Werk, welches die zuerst geschilderte Art nicht zu vollenden vermochte.

Es ist ferner daran zu denken, dass in späterer Zeit, wenn die auf erstere Art gebildeten Zellen schon durch Theilung [**257**] kleiner geworden sind, derselbe Process, statt von den Zellen der „entwickelten" Hälfte, auch von ihnen ausgehen und die in ihrem Bereiche liegenden abnormen Massen, besonders die Kernnester, „aufzehren" kann. Darauf deuten Stellen hin, wo einzelne nicht grosse Zellen in eine Gruppe von den oben geschilderten abnormen grossen, rothen Kernen eingedrungen sind. An manchen Stellen der wiederbelebten Hälfte findet man auch viele dunkelrothe Schollen die Intercellularräume ausgussartig erfüllen. Man könnte dieselben wohl für die Reste abnormer Kerne ansehen mögen; gleich aussehende Bildungen finden sich indess auch gelegentlich in der normal entwickelten Hälfte auf mehreren Schnitten an den einander entsprechenden Stellen.

3. Dritte Art der Reorganisation des Materiales der operirten Eihälfte.

Diesen beiden Arten der Ausdehnung der Wirkungssphäre der Zellen der entwickelten Hälfte auf die operirte und zugleich der

Wiederbelebung und Verwendung ihres Materiales für den künftigen Organismus reiht sich noch eine dritte Art der Reorganisation an, welche unter „Umwachsung" der „todten" Hälfte von der äusseren Schicht der entwickelten Hälfte aus sich vollzieht.

Dieser Modus findet sich in Präparaten, wo der Dotter der operirten Eihälfte in deren Innerem, insbesondere an der Abgrenzungsfläche gegen die entwickelte Hälfte hin, ganz vacuolisirt oder mit vielen abnormen Kernen durchsetzt ist. Ob diese Zersetzung und die abnorme Kernbildung allein durch die Operation hervorgerufen ist, oder ob sie durch die abnorme Retention der Eier im Uterus (da ich ja am Ende der Laichperiode operirte) bedingt ist, ist für unseren gegenwärtigen Zweck ohne Bedeutung. In anderen Fällen weniger ausgedehnter und vielleicht auch qualitativ geringerer Zersetzung findet sich der dritte Modus neben dem zweiten zugleich vor. Die Erscheinungen dabei sind folgende.

Von allen oder manchen Theilen der Peripherie der entwickelten Hälfte ausgehend erstreckt sich eine pigmentirte Zelllage auf die unentwickelte Hälfte mehr oder weniger weit fort; diese Lage ist an ihren der entwickelten Hälfte näheren Partien in ihrer Dicke aus zwei oder drei annähernd denen der Nachbarschaft der entwickelten Hälfte gleichenden Zellen gebildet, während sie gegen den freien, die Grenze des bereits Ueberzogenen darstellenden Saum einige oder mehrere Zellen weit [**258**] manchmal blos aus einer Zelle in der Dicke dargestellt wird. Und während erstere Zellen mehr rundlich oder cubisch sind, zeigen sich letztere platt und sind zum Theil gegen den freien Saum noch zugeschärft, verhalten sich also wie auch sonst Epithelien, wie selbst hohe Cylinderepithelien bei der Ueberhäutung eines Defectes. Gelegentlich sind jedoch auch einige der Randzellen dick und springen erheblich über den noch nicht umwachsenen Nachbartheil vor. An manchen Stellen sind die untersten Zellen dieser Umschliessungsschicht oder auch die einschichtig gelagerten Randzellen gegen die umschlossene Masse convex gestaltet und ruhen dann in entsprechenden Grübchen der nicht cellulirten Dottersubstanz. In Verbindung mit

der Thatsache, dass die Aussenfläche der überhäuteten Partien nicht nur nicht der Dicke des mehrschichtigen Theiles der Umwachsungsschicht entsprechend, sondern überhaupt fast gar nicht über den regelmässig gekrümmten Bogencontour der unentwickelten Hälfte sich erhebt, ist mit Sicherheit zu folgern, dass die hier gelagerten Umschliessungszellen den Raum früherer Dottersubstanz einnehmen und es liegt daher nahe, anzunehmen, dass sie sich auch auf Kosten der von ihnen umschlossenen Substanz „ernähren", vergrössern und vermehren. Die Abstammung dieser Umschliessungszellen aus der entwickelten Eihälfte kann nicht zweifelhaft sein, da in manchen Fällen sonst nirgends Zellen oder normale Kerne in der operirten Hälfte sich finden.

Wir haben also drei Modi kennen gelernt, auf welche von der entwickelten Hälfte aus die operirte wieder belebt und damit, wie wir sehen werden, zugleich zu ihrer Verwendung zur Entwickelung vorbereitet wird. Der erstere Modus fand offenbar blos bei geringer Veränderung des Materiales der operirten Hälfte statt und bewirkte wohl eine „directe Wiederbelebung" des [„nichtlebenden" aber] nur wenig veränderten Dotters, welcher dann eine Abgliederung in gesonderte Zellterritorien nachfolgte; die Wiederbelebung geht dabei zwar auch successiv, aber doch sehr rasch vor sich und es sind oft schon im ganzen Bezirk Kerne vertheilt, ehe die Cellulation um die der entwickelten Hälfte unmittelbar benachbarten Kerne beginnt und von da aus dann rasch auf die übrigen Theile sich fortsetzt.

Die beiden anderen Modi dagegen sind fähig, auch in höhe-
[**259**] rem Maasse veränderte Substanz wieder zum Aufbau brauchbar zu machen. Sie sind mit früherer Cellulation verbunden, schreiten aber nur langsam im Raume fort. Der eine davon vollzog sich im Inneren der operirten Zelle; und es war ungewiss, ob er die veränderte Substanz direct wieder belebt oder erst auf dem Wege der Aufnahme als Nahrung und der Assimilation in lebende Substanz überführt. Der letztere Modus dagegen ging von der Oberflächenschicht der entwickelten Hälfte aus, umschloss die veränderte Masse

von aussen und führte sie wohl zweifellos auf dem Wege der „Verdauung" und Assimilation wieder in lebende Substanz über.

Alle drei Modi der Reorganisation kommen häufig neben einander vor; der zweite steht dem dritten offenbar sehr nahe und stellt vielleicht zugleich eine Zwischenform zwischen dem ersten und dritten dar, sofern bei dem zweiten Modus der Uebertritt einzelner Kerne wirklich zum Wesen desselben gehört; andererseits würde er mit dem dritten Modus in seinem Wesen identisch sein und blos eine durch die räumlichen Verhältnisse bedingte kleine Modification desselben darstellen.

C. „Postgeneration" der „nicht gebildet gewesenen" Theile des Embryo.

An den wiederbelebten Massen der operirten Furchungskugel vollziehen sich weiterhin Vorgänge, welche ich den blossen Reorganisationsvorgängen als Vorgänge der „Nacherzeugung" der „nicht gebildeten" Theile des Organismus, als „Postgenerationsvorgänge" gegenüberstellen möchte, da die Verhältnisse auf einen diese Scheidung begründenden principiellen Unterschied zwischen ihnen hindeuten.

Die Postgenerationsvorgänge stellen, wie wir sogleich sehen werden, die fehlende Körperhälfte her. Da diese Hälfte aber überhaupt noch nicht gebildet war, so kann für diese ihre nachträgliche Bildung der Name „Regeneration" schon aus diesem Grunde keine Verwendung finden. Und da eine derartige hochgradige Regeneration, welche eine ganze halbe Körperhälfte wieder ersetzt, für Wirbelthiere überhaupt nicht bekannt ist, so muss es zweifelhaft bleiben, ob die Vorgänge einer solchen Regeneration mit den jetzt zu schildernden der Postgeneration identisch sein würden (s. S. 511). Von vorn herein kann eher ein gewisser Unterschied erwartet werden, weil bei der [hier zu schildernden] Postgeneration ein Theil des ursprünglichen, der fehlenden Körperhälfte zugehörigen Bildungsmateriales, der Bildungs- und Nahrungs [**260**] dotter und ein Theil des Kernmateriales bei Modus I wieder belebt und direct verwendet wird. (Eine andere Art s. Nr. 26, S. 45.)

Von dem dritten Reorganisationsmodus, wie er für sich am ganz zersetzten Dotter vorkommt, habe ich zur Zeit nicht genügend vorgeschrittene Objecte, um zu wissen, ob das durch ihn wiederbelebte Material auch zur Postgeneration verwendet werden kann; von dem zweiten Modus kann ich das auch nur vermuthen, so dass also die im Folgenden zu schildernden Postgenerationserscheinungen zunächst nur als auf die „erste" Reorganisationsweise folgend aufzufassen sind.

a) Postgeneration des Ectoblast.

1. Der „seitlichen" Halbbildungen.

Die Postgeneration beginnt äusserlich mit einem Vorgang, welcher dem des dritten Reorganisationsmodus ähnlich erscheint, nämlich mit der Umschliessung der operirten Hälfte durch eine besondere, pigmentirte, mit dem Ectoblast der entwickelten Hälfte in Continuität stehende Zellschicht. Der Unterschied zwischen beiden zeigt sich aber auf den Durchschnitten und besteht einmal darin, dass im letzteren Falle die weiteren, zur Bildung eines typischen Ectoblast führenden Differenzirungen sogleich einsetzen, während ich ersteren Falles Derartiges, wie erwähnt, trotz grosser Ausdehnung der Umschliessungsschicht noch nicht beobachten konnte.

Die Umschliessung der nachträglich cellulirten Eihälfte durch eine schwarze Ectoblastschicht geht hauptsächlich in cephalocaudaler und ventridorsaler Richtung vor sich, so dass bald nur noch ein weisses Loch am caudalen Theil des Embryo neben dem vorhandenen einen Medullarwulst in dem schwarzen oder braunen Ueberzuge sich findet (Taf. VII Fig. 4 u. 3). Dieses gerundete Loch sieht ähnlich aus wie die Hälfte eines noch weiten Urmundes oder Urafters. An der Bildung desselben ist auch eine Umschliessung in caudicephaler Richtung betheiligt, welche indess nur bis zur Stelle des normalen Urafters sich erstreckt. Diese ganze Umschliessung verläuft also für die äussere Betrachtung ähnlich wie die normale Gastrulation.

Ausserdem findet sich manchmal längs neben dem Medullarwulst und mit der Medullarplatte in Continuität ein schmaler schwarzer Saum, welcher der Umschliessung in cephalocaudaler Richtung vorausgeeilt ist und auf ein directes Fortschreiten der Ectoblastbildung von der Medullarplatte der entwickelten Hälfte aus zu [**261**] beziehen ist.

Oft schon nach erst halber Umschliessung der nachcellulirten Eihälfte, manchmal erst später nach ganzer Umschliessung, folgt dann die Ausbildung des zweiten fehlenden Medullarwulstes nach und geht, soviel ich bis jetzt gesehen habe, bei den „seitlichen" Halbbildungen stets in cephalocaudaler Richtung vor sich. Dieser letztere Vorgang vollzieht sich innerhalb weniger Stunden und ein halber Tag oder eine Nacht genügt oft vollkommen, um einen Hemiembryo lateralis in einen ganzen Embryo mit zwei schönen Medullarwülsten zu verwandeln [s. Nr. 31, S. 253][1]).

Das Entsprechende geschieht bei den Hemiembryones „anteriores"; und eben durch diese rasche Postgeneration der hinteren Körperhälfte sind mir die meisten meiner vorderen halben Embryonen in dem Bestreben möglichst alte Exemplare zu gewinnen, als solche in Verlust gerathen. Die Postgeneration der fehlenden hinteren Körperhälfte geht, wie ich beobachtete, gleichfalls von der entwickelten Eihälfte aus und schreitet stetig nach hinten fort, und zwar gewöhnlich an der ganzen Abgrenzungslinie des Defectes nicht ganz gleichmässig, sondern auf der dorsalen Seite rascher.

Fig. 7b zeigt einen Fall, wo die Postgeneration blos von den Medullarwülsten und deren Nachbarschaft ausgegangen und schon ziemlich weit fortgeschritten ist. Einer Verwechselung mit einem etwaigen blossen Anachronismus der Entwickelung der vor-

[1]) O. Hertwig, welcher diese Angabe nicht beachtet hat, hat Hemiembryonen nicht sehen können und verneint daher ihr „Vorkommen" (s. Nr. 31). Er hat erst die schon fast vollkommen ergänzten Embryonen mit blos einem Defect am hinteren Ende gesehen; dieses Stadium ist viel dauerhafter, weil bei der vorzugsweise in cephalocaudaler Richtung fortschreitenden Postgeneration das durch die heisse Nadel geronnene Dottermaterial an diese letzte Stelle verschoben wird und nun der weiteren Differenzirung einen lange dauernden, wohl erst durch Vermittelung des langsamen Modus 3 der Reorganisation allmählich zu überwindenden Widerstand entgegensetzt (s. S. 499)].

deren und hinteren Hälfte, also mit einer blos verspäteten, aber sonst normal sich vollziehenden Bildung der hinteren Hälfte wird, abgesehen von den inneren Vorgängen, schon durch dieses „successive“ Fortschreiten ihrer Bildung von dem bereits Entwickelten aus vorgebeugt.

Findet diese Postgeneration bei Hemiembryones „laterales“ statt, so holt sie in der Bildung des zweiten Medullarwulstes die andere Hälfte ein[1]) und die Entwickelung schreitet dann in beiden Antimeren weiter, das Medullarrohr wird geschlossen, der Kopf und Schwanz und die Ursegmente des Rumpfes werden beiderseits zu normaler Gestalt ausgebildet. Zum Theil entstehen dabei muntere, zum Theil aber auch bei äusserlich normaler Gestaltung matte, schwächliche, leicht absterbende Kaulquappen.

Manchmal auch ist die Postgeneration unvollkommen oder [**262**] sie bleibt ganz aus, wie in Fig. 4 und 5, während sich die entwickelte Hälfte weiter differenzirt. In diesen ältesten meiner Fälle ist die Cellulation der operirten Hälfte im Inneren noch unvollendet; neben dem Medullarrohr liegt ein grosser Block feinkörniger, schwach gelblicher, wahrscheinlich geronnener Substanz, der der Zerlegung Widerstand geleistet und wohl auch die äussere Umwachsung gehemmt hat.

Die Besichtigung von Durchschnitten durch solche in Postgeneration begriffene Hemiembryonen lässt nun weiteren Einblick in die Vorgänge der Postgeneration gewinnen.

Zunächst ist zu erwähnen, dass bei der Postgeneration der einen Körperhälfte eine Furchungshöhle und dem entsprechend auch später eine Blastulahöhle nicht gebildet wird. [Hierbei ist natürlich abzusehen von dem oben mitgetheilten nicht seltenen Fall, wo die Furchungshöhle der Semiblastula wohl durch zu grosse Flüssigkeitsausscheidung in die noch gar nicht cellulirte operirte Hälfte sich hineingebildet hatte. Und desgleichen entsteht manchmal

[1]) Geht die Postgeneration dabei rascher vor sich als die normale Entwickelung, oder wird die Entwickelung der normalen Hälfte in Folge des Fehlens einer gleich entwickelten anderen Hälfte verzögert?]

eine grosse Höhle von etwa 300 μ Durchmesser an anderer Stelle[1]), welche leicht eine Furchungshöhle vortäuschen kann, sofern sie nahe der Oberfläche liegt und, wie es vorkommt, diese oberflächliche Grenzschicht bereits nach dem zweiten Modus cellulirt worden ist. Die genauere Betrachtung ergiebt dann durch die feineren Unterschiede die richtige Deutung.]

Die Durchschnitte zeigen an den Stellen der Umschliessung der operirten Eihälfte mit einer besonderen braunen Zellschicht auf den ersten Blick wiederum ähnliche Bilder, wie bei der Umwachsung der durchaus zersetzten, nicht cellulirten Eihälfte; und ich muss es, wie oben gesagt, in Zweifel lassen, ob letzterer Vorgang nicht eine Vorstufe der Postgeneration sein kann. Die zu schildernden Vorgänge dieser letzteren habe ich indess bis jetzt blos an Eiern beobachtet, wo schon der grösste Theil des Inneren der operirten Furchungskugel cellulirt war und nur [**263**] noch wenige abnorm beschaffene, nicht cellulirte Stellen vorhanden waren; während ich die Reorganisation durch Umwachsung nur an fast durchaus abnorm gewordenen Eihälften vorgefunden habe.

Bald aber stellen sich charakteristische Unterschiede in der Umschliessung durch Postgeneration von derjenigen durch Reorganisation nach dem dritten Modus ein. Falls keine störenden veränderten Massen im Wege liegen, sind zunächst die Umschliessungszellen regelmässiger gestaltet und formiren eine in ihrem Bau dem normalen Ectoblast der primär entwickelten Hälfte entsprechende Schicht. Diese steht „stets" mit letzterem in continuirlichem Zusammenhang.

Der Ectoblast der normal entwickelten Eihälfte wird an den seitlichen und ventralen Theilen des Embryo auf der Stufe der noch nicht vereinigten Medullarwülste durch zwei einander berührende Zellschichten dargestellt, von denen die äussere aus einer einfachen Reihe etwas platter, nur an manchen Stellen schon

[1]) Eine Neigung zur Flüssigkeitsabscheidung nach innen scheint überhaupt vorhanden zu sein, denn die beschriebene Vacuolisation ist wohl auch darauf zurückzuführen; und selbst unbefruchtete Eier bilden am Ende der Laichperiode in einigen Tagen während des Imwasserliegens diese Veränderung aus.

fast cubischer Zellen gebildet wird. Dieselben bestehen aus feinkörniger, aussen braun pigmentirter Zellleibsubstanz und aus grossen, tief roth gefärbten Kernen. Diese Zellen formiren in ihrer Gesammtheit mit ihrer schwach convexen Aussenfläche einen der Oberfläche des ganzen Eies entsprechend gebogenen einfachen Contour, während sie nach innen zu in Folge ihrer ungleichen Höhe mehrfache unregelmässige Zacken bilden. Die innere Schicht des Ectoblast ist gleichfalls aus einer in den seitlichen und ventralen Partien des Embryo einfachen Lage aber sehr platter Zellen dargestellt, welche gleichfalls noch aus feinkörniger Substanz, aber doch von etwas gröberem Korn, gebildet sind und etwas kleinere, gleichfalls tief roth gefärbte Kerne einschliessen, Diese Zellen schliessen sich nach innen zu zur Bildung eines glatten, nur der Biegung der ganzen Schicht entsprechend gebogenen Contours zusammen; mit ihrer unregelmäsigen Aussenfläche dagegen schmiegen sie sich in die Unregelmässigkeiten der Innenflächeder äusseren Schicht ein. Durch diesen glatten Contour scheiden sich also die Zellen des Ectoblast vollkommen scharf von den unter ihnen liegenden, von ihnen bedeckten Theilen.

Die Umschliessungsschicht der operirten Eihälfte ist nun [**264**] nach der Seite der entwickelten Hälfte hin in gleicher Weise gebildet, so dass ich nicht anstehe, diese Schicht hier gleichfalls als Ectoblast aufzufassen; zumal da sie auch in der weiteren Entwickelung sich als solches bewährt.

Doch sind in je grösserem Abstande von der normalen Hälfte und um so näher dem freien Rande dieses neugebildeten Ectoblastes die Zellen desselben noch um so unregelmässiger gestaltet und um so weniger geordnet. Zum Theil auch sind diese Zellen grösser, und besonders die der inneren Schicht sind durch Reichthum an grossen Dotterkörnern ausgezeichnet. Stellenweise fehlt auch die vollkommene Zusammenschliessung derselben zu einem glatten Abgrenzungscontour gegen die von ihnen umschlossene Masse.

Letztere besteht aus den secundär gebildeten grossen Zellen, die ich als „Dotterzellen" bezeichnen will, weil sie durch ihre

Grösse, sowie durch ihre Anfüllung mit grossen Dotterkörnern und ihren grossen bläschenartigen, schwach rothgefärbten Kern den normalen Dotterzellen gleichen.

Obgleich die Kerne der tiefen Lage des neuen Ectoblast schon kleiner und dunkelroth gefärbt und die Zellen selber schon deutlich langgestreckt sind, so stellen diese Zellen durch ihre bedeutendere Grösse und noch unregelmässige polyëdrische Gestalt und ihre unvollkommene Ordnung Uebergänge zu den noch grösseren, an Dotterkörnern reicheren, und noch weniger typisch geordneten „Dotterzellen" dar, deren Kerne in den neben dem Ectoblast gelegenen Zellen nicht selten gleichfalls kleiner und tiefroth sich zeigen.

Gegen den freien Saum des neuen Ectoblast hört dann an manchen Präparaten jede Abgrenzungsmöglichkeit des Ectoblast gegen die Dotterzellen auf. Die Zellen bieten blos noch nach aussen hin einen einfachen glatten Abgrenzungscontour dar, was indess bei den oberflächlichen Dotterzellen auch der Fall ist; und dieser erstere äussere Contour läuft meist ohne jede Knickung in den von den Dotterzellen gebildeten über, so dass also die Ectoblastzellen nicht als eine nachträgliche Auflagerung auf die Unterlage sich darstellen, wie es theilweise bei der „Umwachsung" der todten Eihälfte dar Fall war, sondern dass sie durchaus das unterliegende Dotterzellmaterial substituiren.

Das Pigment ist in den äusseren Zellen des Ectoblastrandes blos noch in der äussersten dünnen Rinde der Zellen gelagert, gleich wie [**265**] auch in den sich anreihenden noch ganz grossen, aber mit schon stärker gefärbten Kernen versehenen Dotterzellen. Weiter hinaus vom Umschliessungsrande folgen dann nichtpigmentirte Dotterzellen mit den blassen Kernen[1]).

Die am Umschliessungsrande gelegenen Ectoblastzellen sind zugleich auch grösser als die anderen und haben keine typische Gestalt, zum Theil sind sie sogar rund und liegen locker, Lücken

[[1]) Dieser ganzen Schilderung entsprechende Befunde erhielt D. BARFURTH bei seiner sorgfältigen Untersuchung über die „Regeneration der Keimblätter." Siehe Anat. Hefte 1893, S. 311—354.]

zwischen einander lassend wie Dotterzellen der Blastula und haben grosse rothe Kerne.

Führen wir uns diese wichtigen Befunde noch einmal zusammenfassend und in ihrer Reihenfolge von den indifferenten Dotterzellen zu dem vollkommen formirten Ectoblast vor, so finden wir zunächst am weitesten die Veränderung der Kerne vorgeschritten, indem in sonst vollkommen unverändert aussehenden Dotterzellen schon tiefrothe Kerne sich finden. An der Oberfläche ist damit zugleich verbunden die Pigmentbildung; diese erstreckt sich noch auf grosse, in ihrer Gestalt ganz unveränderte Dotterzellen, so weit sie schon einen tiefroth gefärbten Kern haben. Dann folgt die Zerkleinerung der grossen Zellen durch Theilung bei noch vollkommen unregelmässiger Anordnung und Gestalt derselben. In der nächsten Zone findet Zusammenschliessung und Formung der Zellen zu einer auch gegen die Unterlage hin schon etwas abgeschlossenen Schicht statt; und danach erst formiren beim weiteren Zusammenschluss die Zellen die beiden typisch gestalteten, oben geschilderten Schichten.

Während so z. B. in der Mitte der Uebergangsschicht die Zellen zwar klein geworden sind und rothe Kerne haben, aber noch nicht die richtige Gestalt und Anordnung besitzen, also noch nicht vollkommene Ectoblastzellen sind, vermögen sie doch schon den Reiz zu der ihnen gleichen Bildung weiter zu geben, und sie selber werden erst dann, wenn schon mehr geordnete und typischer gestaltete Zellen neben ihnen liegen, auch veranlasst, diese specielleren Veränderungen vorzunehmen.

Also die vollkommene Einordnung in den Schichtenverband und danach die typische Gestaltung sind die erst zuletzt eintretenden Vorgänge. Die Einordnung ist aber das Frühere vor der typischen Gestaltung, denn ich finde die tiefe Lage des Ectoblast an manchen Stellen schon für sich formirt, aber noch aus abnorm grossen und dicken Zellen gebildet. Da diese Vorgänge, [**266**] Kernumwandlung, Pigmentbildung, Zelltheilung, Zellordnung, Zellgestaltung hier bei der Postgeneration

gesondert vorkommen, so sind sie als in gewissem Maasse von einander unabhängige, besondere Vorgänge zu betrachten, von denen jeder demnach auch seine besondere Ursache haben muss. Wie weit diese Unabhängigkeit geht, insbesondere, ob die früher angeführten Stufen stets die Vorbedingung der nächstgenannten sind, vermag ich vorläufig nicht zu sagen (s. S. 509).

Morphologische Bedeutung dieser postgenerativen Vergrösserung des Ectoblast.

Fragen wir nunmehr sogleich nach der morphologischen Bedeutung dieser Befunde, d. h. suchen wir aus ihnen den „Vorgang“ dieser postgenerativen Ausbildung des Ectoblastes nicht nach seinen Kräften scil. Ursachen, sondern als gestaltlich und qualitativ veränderndes Geschehen abzuleiten.

Zunächst könnte man denken, die Ausbreitung des Ectoblast auf der operirten Seite geschehe durch Flächenwachsthum des Ectoblast auf der normalen Hälfte und durch der Vergrösserung entsprechendes Herüberschieben nach der operirten Eihälfte. Da wir aber den Ectoblast ganz den Raum der Dotterzellen substituiren sahen, so müssten hierbei grosse Verschiebungen der letzteren vor sich gehen, die, wenn sie rein passiv erfolgten, mit hochgradigen Stauungen und entsprechenden Umformungen der Dotterzellen verbunden sein müssten.

Dass bei „passiven“ Verschiebungen von Zellen letztere in ihrer Gestalt entsprechend der mechanischen Deformationstendenz verändert werden können, davon habe ich mich in einigen Fällen direct überzeugen können. Einmal sah ich die Zellen einer noch einschichtigen regenerirten Ectoblastlage neben einer sehr grossen, der Oberfläche genäherten Vacuole zu beiden Seiten derselben genau so gestaltet, wie es geschehen müsste, wenn eine einfache Lage von cubischen weichen Gebilden durch eine andrängende Blase auseinander gedrängt würde; das heisst, die Zellen waren in Richtung des Druckes abgeplattet, in dazu rechtwinkliger Richtung verbreitert; und da bei einer sich ausdehnenden Blase diese Richtung die radiäre ist, so war diese Veränderung entsprechend

verschieden gerichtet: in der Mitte der Berührungsfläche war eine Zelle einfach platt, an den beiden Seiten dagegen waren die Zellen entsprechend schief verlagert und deformirt, derart, dass die so gebildeten, der Kugel angeschmiegten Zellen der [**267**] beiden Seiten mit ihren gepressten Enden entsprechend divergirten. In einem anderen Falle fanden sich in der Gegenhälfte einer Semiblastula die schwarzen oberen Zellen am Aequator neben einem daselbst liegenden Klumpen veränderter, gelblicher, wahrscheinlich geronnener Substanz so abweichend gestaltet, wie auch weiche Gebilde von der Gestalt der daneben liegenden normalen Zellen hätten werden müssen, wenn sie gegen einen nicht nachgebenden Klumpen gepresst worden wären.

Obgleich nun in unserem Fall trotz der Substitution des Raumes der Dotterzellen durch Ectoblastzellen keine solchen Deformationen vorhanden sind, so wollen wir doch daraus noch kein Argument gegen die Verdrängung der Dotterzellen durch die Ectoblastzellen entnehmen. Denn da bei der normalen Gastrulation durch den vorwachsenden Saum des Urmundes gleichfalls eine solche räumliche Substitution vorkommt, ohne dass in der Mehrzahl der Fälle zugleich eine solche passive Deformation der ausweichenden grossen Dotterzellen erkennbar ist, so könnte die hierfür zu machende Annahme, dass die Zellen schon bei dem leichtesten stetigen einseitigen Druck zu einer Art „activer“ Umordnung, activer Räumung des Feldes veranlasst werden könnten, auch hier in Anspruch genommen werden. Und wenn wir einmal solches Vermögen annehmen, dann kann auch das in unserem Falle vorhandene Fehlen einer Höhle (der Furchungshöhle), in welche die verdrängten Zellen wie bei der Gastrulation ausweichen könnten, nicht als absolutes Hinderniss aufgefasst werden. Es müsste die Umlagerung dann nur eine viel allgemeinere werden.

Sicherer aber spricht gegen die Umschliessung der operirten Eihälfte durch „Herüberschieben“ des Ectoblastes von der entwickelten aus das Fehlen einer scharfen Grenze des Ectoblast an seinem freien Rande gegen die Dotterzellen.

Dagegen zeugen die gerade an dieser Stelle sich findenden

Uebergangszellformen zum mindesten ohne Weiteres für eine Vergrösserung des Ectoblast von seinem freien Rande aus. Dieses Randwachsthum des Ectoblast könnte aber an sich auf sehr verschiedene Weise vor sich gehen. Einmal durch Vermehrung der schon vollkommen differenzirten Ectoblastzellen unter Aufzehrung der daselbst liegenden Dotterzellen. Doch fand ich an dieser Stelle nicht die Bilder, die man sonst bei der Aufzehrung [**268**] von grösseren Zellen durch kleinere, z. B. bei der Aufzehrung von quergestreiften Muskelfasern durch weisse Blutzellen nach Aufhebung der Blutcirculation, findet; nämlich dass die aufzehrende Zelle in die aufgezehrte mit einem „convexen“ Rande mehr oder weniger tief eindringt.

Im Gegentheil grenzen sich hier die Zellen gewöhnlich ziemlich **„eben“ gegen einander** ab; was ich für ein wichtiges **Zeichen dafür halte,** dass jede derselben **gegen den „Druck“ des Nachbargebildes** *gleich kräftig ihre Gestalt zu wahren vermag.*

Hier und da sieht es manchmal aus, als dränge eine Ectoblastzelle mit ihrer Spitze zwischen die vor ihr liegenden Dotterzellen ein, aber wenn auf diese Weise die Vergrösserung erfolgte, dann brauchte nicht eine vollkommene Reihe von Uebergangsformen zwischen Dotter und Ectoblastzellen vorhanden zu sein, sondern eine typische Art von Vordringungszellen am freien Rande des neuen Ectoblast würde genügen.

Eine weitere Möglichkeit wäre die, dass zwar die Hauptmasse der Ectoblastzellen, die Zellleiber, nicht wandern, dass aber die fortschreitende Differenzirung durch Kernwanderung, durch Uebertritt von soeben durch Kerntheilung gebildeten Kernen, mit oder ohne einen kleinen Protoplasmahof [incl. Centrosoma] aus den Ectoblastzellen in die Dotterzellen vermittelt werde. Wenn ich nun weiter unten auch Dotterzellen, welche gerade im Differenzirungssaum gelegen sind und zwei verschiedene Kerne enthalten, als in dieser Zone vorkommend zu beschreiben haben werde, so werden wir doch auch zugleich erkennen, dass der zweite kleinere Kern hier sicher als ein Abkömmling des daneben liegenden grösseren Kernes der Dotterzelle, nicht aber als ein von aussen eingewandertes Gebilde zu betrachten ist. Dagegen habe ich nur ein Mal einen Kern scheinbar auf der Grenze zweier Zellen

liegen sehen, aber häufig constatiren können, dass an der Grenze der Differenzirungszone grosse Dotterzellen blos einen, aber schon „tiefrothen," oder auch erst nur ein wenig tiefer rothen Kern enthielten, als die entfernteren Dotterzellen, denen sie sonst glichen, so dass also auch Uebergangsstufen zwischen den Kernen sich finden.

Weisen wir somit diese Möglichkeiten zurück, so spricht dagegen das Vorhandensein der allmählichen, in typischer Reihen- [**269**] folge mit dem grösseren Abstande von dem bereits vollkommen differenzirten Ectoblast auf einander folgenden Uebergangsformen von den typisch gestalteten und geordneten Ectoblastzellen zu den typischen Dotterzellen direct dafür, dass die Vergrösserung des Ectoblast an seinem freien Rande auf der operirten Eihälfte durch „Umwandlung" der Dotterzellen in Ectoblastzellen sich vollzieht. Ich schliesse also: Der Ectoblast wächst auf der „nachcellulirten" und sich „nachentwickelnden" Hälfte des Eies durch Fortschreiten der Differenzirung im „ruhenden" Dotterzellen-Materiale und zwar unter directer, mit Theilung verbundener „Umwandlung" der Dotterzellen in Ectoblastzellen.

Die hier gezogenen Folgerungen werden nun in einigen Puncten bestätigt und erweitert durch Beobachtungen, die ich bei Gelegenheit von Störungen des normalen Verlaufes dieser Postgeneration des Ectoblastes machen konnte.

Manchmal befinden sich nämlich auf der reorganisirten Seite unter den Dotterzellen mit den grossen blassrothen bläschenförmigen Kernen noch grössere Zellen mit den oben beschriebenen jugendlicheren farblosen, noch von einem Pigmenthof umgebenen Kernen, wie sie nur der Morula und jungen Blastula normaler Weise zukommen (Taf. VI, Fig. 4 J). Diese Zellen bleiben dann undifferenzirt[1]) und setzen der fortschreitenden Differenzirung ein

[1]) Diese in Schichten höher entwickelter Zellen vereinzelt sich findenden, weniger differenzirten Zellen (siehe Taf. VI, Fig. 4, J.) erinnern an das Bild, was ich mir nach VIRCHOW's und COHNHEIM's Hypothese von den „**Geschwulstkeimen**" gemacht habe. Damit soll natürlich nicht angedeutet sein, dass Körpertheile, in

Hemm- [**270**] niss derart entgegen, dass die weitere Bildung von kleineren Zellen mit tiefrothen Kernen entweder in zwei Lagen gespalten an ihnen vorbeigeht; oder, wenn eine solche Zelle selber am äusseren Rande des Eies liegt, die Ectoblastbildung von der Oberfläche etwas in die Tiefe abgelenkt wird. Auch hierbei sind wieder alle die geschilderten Uebergangsformen von den fertigen, typisch geordneten und gestalteten Ectoblastzellen bis zu den unveränderten Dotterzellen wahrnehmbar, und zwar auf Bahnen, welche keineswegs von vornherein zur Ectoblastbildung bestimmt gewesen sein können. Dagegen fehlt es auch hier wieder

welchen Geschwülste entstehen, deshalb als postgenerirte aufzufassen seien; obgleich Ausbleiben der primären Entwickelung einiger Furchungskugeln und Postgeneration der fehlenden Theile vielleicht bei Säugern ebensowohl spontan, d. h. ohne Operation, nur in Folge verspäteter Befruchtung des reifen Eies u. s. w. vorkommt, wie bei Fröschen. [Aber die Postgeneration ist bei den Säugern viel geringer (s. Nr. 27, S. 289)]. Der Anblick solcher in der Differenzirung hinter ihrer Umgebung zurückgebliebener Zellen regte in mir den Vorsatz an, meine gegenwärtigen und alle zukünftigen Schnittserien von Embryonen auf solche eventuellen Geschwulstkeime durchzusehen und für ältere Stadien nach Färbungsmethoden zur Differenzirung derselben zu suchen. Wenn alle anderen Autoren, welche gleichfalls über derartiges Material verfügen, dasselbe thun wollten — und diese Anmerkung soll eine Anregung dazu geben — so würden wir wohl in absehbarer Zeit wissen, ob solche „Keime“ bei so vielen Individuen und im einzelnen Individuum in so grosser Anzahl sich vorfinden, dass wir alle oder einen erheblichen Antheil der nach acuter oder chronischer Reizung an der Reizstelle auftretenden „Geschwülste“ auf die „zufällige“ Anwesenheit solcher Keime zurückzuführen vermögen (NB. sofern sie sich „dauernd“ erhalten). In einem sonst normalen Froschembryo mit bereits geschlossenem Medullarrohre habe ich acht solcher nicht differenzirter Zellen von der Beschaffenheit der Zellen des Morulastadiums, d. h. grosse, meist runde Zellen mit nicht färbbarem, aber von schwarzem Pigment umgebenen Kerne, in alle drei Keimblätter zerstreut, aufgefunden.

[Da diese Notiz bei den Pathologen, ausgenommen von A. Hanau und C. Schuchardt, ganz unbeachtet geblieben war, habe ich entsprechende Präparate auf der Naturforscherversammlung zu Wien 1894 in der pathologischen Section demonstrirt und allgemeines Interesse dafür gefunden.

Ich zeigte solche Furchungszellen auch in älteren sonst normalen Embryonen. Besonders häufig sind sie nach verzögerter Laichung, so dass die Möglichkeit der gleichen Entstehungsursache in Folge verspäteter Befruchtung des reifen Eies im Uterus beim Menschen nicht ohne Weiteres abzuweisen ist. Ob diese Zellen aber später die embryonale Fähigkeit weiterer Differenzirung sowie längere Zeit dauernder Vermehrung und entsprechenden Wachsthums noch bethätigen können und also unter geeigneten Umständen sich als wirkliche „Geschwulstkeime“ verhalten, ist ihnen natürlich nicht anzusehen. Ueber das electrische Verhalten siehe Nr. 25, S. 218. (Siehe auch Bd. I, S. 300 u. f.)].

vollkommen an Stauungserscheinungen und an Erscheinungen des Aufgefressenwerdens der Dotterzellen. Die kleinen, weder schon typisch gestalteten noch geordneten Zellen schliessen sich schon frühzeitig gegen die Unterlage, also annähernd rechtwinkelig zur Richtung der fortschreitenden Differenzirung, zu einer „glatt contourirten“ Schicht zusammen und sondern sich damit bereits von der Unterlage ab, zu einer Zeit, wo im Innern des Stratums selber noch keine typische Ordnung und Gestaltung der Zellen sich findet.

Dieselbe Störung des regelmässigen Fortschreitens der Ectoblastbildung kann durch das Vorhandensein der oben beschriebenen, aus abnormen Kernen und der sie umgebenden feinkörnigen Substanz gebildeten Massen bedingt werden, welche schon der Cellulation widerstanden haben. In einigen solchen Fällen sah ich die Ectoblastzellen in der Tiefe gegen diese nach aussen davon gelegenen Massen zu einem glatten Abgrenzungscontour zusammengeordnet, so dass diese fremd gewordene Substanz durch den epithelialen Zusammenschluss der Zellen direct ausgeschlossen worden war.

Manchmal sieht man auch die Ectoblastbildung durch eine noch grosse, an sich normal aussehende [**271**] Dotterzelle mit dem schon schwach rothen Kerne gestört, d. h. etwas nach der Tiefe abgelenkt; es muss also diese Zelle trotz ihrer scheinbar normalen Beschaffenheit zur Differenzirung ungeeignet gewesen sein und dadurch die fortschreitende Differenzirung abgelenkt haben. Hinter ihr kehrt dann aber die Ectoblastbildung sofort wieder zur Oberfläche zurück, und nur die Verdickung des Ectoblast an dieser Stelle nach der Tiefe zu bekundet uns die Ablenkung der Differenzirungsrichtung.

Bei einem der ersteren Fälle von Störung des Fortschreitens der Ectoblastbildung in der normalen Richtung durch einige jung gebliebene Zellen mit farblosen Kernen beobachtete ich zugleich in dem äusseren Nebengebiete neben der etwas in die Tiefe abgelenkten Ectoblastbildung innerhalb mehrerer Dotterzellen ausser dem grossen, blassrothen, bläschenartigen Kern noch einen kleineren von etwa $^1/_4$ — $^1/_2$ des Durchmessers des ersteren.

Dieser zweite Kern war tiefer roth gefärbt, während der grössere etwas blasser aussah, als jene in den Nachbarzellen mit blos einem Kern. Der zweite Kern lag dicht am grösseren und war einmal an seiner freien Seite von einer radiären Anordnung der Dotterkörner umgeben. Einige Male sah ich ihn noch nicht vollkommen von dem grossen Kern gesondert, so dass er wie eine Abschnürung desselben erschien, gegen welche sich die noch im grossen Kern vorhandenen wenigen Chromatinfäden radiär ordneten, während die Hauptmasse des Chromatins in den zweiten Kern übergetreten war. Was diese eigenthümlichen Bildungen bedeuten, vermag ich zunächst nicht zu sagen; ich hoffe, im nächsten Frühjahr (1888), wenn ich die Conservirung nicht mehr wie bisher blos dem Zwecke der Gewinnung einer ersten Uebersicht über die gröberen formalen Vorgänge nach der Operation am Ei anpasse, sondern bei der Conservirung mehr Rücksicht auf die Erhaltung der Kerne nehme, darüber, wie über manche andere in dieser ersten Abschlagszahlung an das grosse Thema nur flüchtig berührte Frage, Aufschluss zu gewinnen.

Die vorstehende Schilderung bezog sich nur auf die Bildung neuen Ectoblastes von der „ventralen" Seite der primär entwickelten Hälfte aus; und von dieser Seite aus wird, wie erwähnt, der grösste Theil des Ectoblastes geliefert [abgesehen von dem erwähnten Wachsthum des am cephalen Theil neugebildeten Ectoblasts in cephalocaudaler Richtung].

Von der „dorsalen" Seite des Embryo her, also von der Medullarplatte aus, findet dagegen eine Umschliessung zunächst blos im Be- [**272**] reiche desjenigen Theiles derselben statt, an dem bereits Ecto- und Entoblast sich geschieden haben, und die Keimblätter also mit einem „freien seitlichen Rande" endigen, wie an einem künstlichen Defect, was an der ventralen Seite von vornherein der Fall ist.

Da hier ein allgemeineres Verhalten vorliegt, so will ich für den „freien seitlichen Rand" der Schicht einen besonderen Namen einführen und ihn als **„Unterbrechungsfläche"**, das heisst als Fläche, welche die Fortsetzung der Schicht unterbricht, bezeichnen [s. S. 507 und Nr. 26, S. 37 und Nr. 27, S. 294].

Diese Sonderung vollzieht sich auf der Dorsalseite des Hemiembryo zuerst am Kopftheil und schreitet dann in cephalocaudaler Richtung fort. Ausserdem aber findet sich diese Bedingung öfter auch ganz hinten am Embryo erfüllt, sofern daselbst eine Entoblastbildung an der Innenseite des Medullarwulstes noch nicht vor sich gegangen ist und also die Urdarmhöhlenanlage noch fehlt. Auch hier erstreckt sich in Folge dessen die Ectoblastbildung herüber auf die andere Eihälfte.

Bei denjenigen Halbbildungen, welche bereits einen wohlentwickelten ganzen Medullarwulst haben, ohne dass auf der anderen Seite wenigstens eine Anlage seines Pendant erkennbar ist, wo also die Reorganisation und damit auch die Postgeneration derart gehemmt worden ist, dass „ältere“ wirkliche Halbbildungen sich vorfinden, da liegen als Ursache dieser Hemmung neben dem entwickelten Medullarwulst auf der operirten Eihälfte eine oder mehrere Schollen von noch nicht oder noch nicht vollkommen cellulirtem, schwach gelblich schimmerndem Dotter, welche wahrscheinlich das durch die heisse Nadel direct zur Gerinnung gebrachte Dottermaterial darstellen. Für diese letztere Auffassung spricht auch, dass um den Stiel des Extraovates, also um die Anstichstelle, häufig ein Hof ungefurchter ähnlich beschaffener Substanz übrig bleibt.

An Objecten, wo kein solches Hemmniss sich findet, oder wo dasselbe doch so schwach war, dass es schon früher, vermuthlich auf die zweite oder dritte Reorganisationsweise überwunden wurde, konnte ich die Resultate der von der „Medullarplatte“ aus fortschreitenden Postgeneration verfolgen. Diese Lamelle erstreckt sich manchmal etwas verjüngt auf die operirte Eihälfte herüber und ist daselbst aus mehrschichtigem Cylinderepithel gebildet; weiter lateral ist die Formation keine [**273**] geschlossene mehr, und wir finden alle die oben beschriebenen Uebergangsstufen zu den Dotterzellen. Bedeckt ist diese Schicht nach aussen von einer einzelligen Lage braun pigmentirter cubischer Zellen, die als Fortsetzung des Ectoderm sich darstellt und an ihrem freien Seitenrande in ganz platte Zellen übergeht.

An einigen Stellen, wo wieder, wie schon an der ventralen Seite beobachtet (S. 495), durch eingelagerte junge Dotterzellen mit farblosen Kernen die fortschreitende Differenzirung nur an einer kleinen Localität gehemmt wurde, finden sich, an die halbe Medullarplatte sich anschliessend, einige entsprechend hohe, pigmentirte Cylinderzellen auf der operirten Hälfte bis zu dem Hinderniss; über dieses hinaus sind dann wieder blos einige zunächst kleine, dann grössere Dotterzellen mit schon tief rothen Kernen vorhanden. Auch in einigen noch ganz grossen Dotterzellen der anschliessenden Gegend mit grossen Kernen ist die mit Carmin färbbare Substanz stark vermehrt, so dass diese Vermehrung der chromatischen Substanz somit als der erste Vorgang der beginnenden neuen Differenzirung der Dotterzellen aufzufassen ist.

Auch durch eventuell vorhandene Lücken zwischen der veränderten, noch nicht cellulirten Substanz dringt dann die Differenzirung mit Vermehrung der chromatischen Kernsubstanz und Zerlegung der grossen Dotterzellen vor und bildet wiederum eine von der Oberfläche ausgeschlossene Fortsetzung der Ectoblastanlage. Manchmal scheinen hierbei solche junge Ectoblastzellen isolirt zu liegen, aber auf dem nächsten Schnitte findet man dann die Continuität mit der Schicht hergestellt. Es ist interessant zu sehen, wie grosse Strecken weit oft die blosse Bildung kleiner Zellen mit tiefrothen Kernen und noch weiter die Chromatinvermehrung der Kerne in den grossen Dotterzellen der eigentlichen Ectoblastbildung, die in der Herstellung einer zusammengeschlossenen Schicht geordneter Zellen besteht, vorausgeht.

2. Postgeneration des Ectoblast der „vorderen" Halbbildungen.

Bezüglich der Postgeneration der hinteren Körperhälfte von der vorderen aus kann ich zu dem auf Seite 486 Mitgetheilten nach den Befunden an nur zwei in Sagittalschnitte zerlegten Embryonen blos hinzufügen, dass der noch nicht weiter differenzirte, also der seitliche Theil des Ectoblast sich in der gleichen Weise weiter bildet wie bei der Postgeneration der lateralen Körperhälfte.

Dagegen geht die Postgeneration der hinteren Hälfte der Medullarplatte, welche, [**274**] wie wir oben sahen, so ausserordentlich rasch erfolgt (Taf. VII, Fig. 7b), nicht durch Umwandlung in der Fortschreitungsrichtung gelegener Dotterzellen vor sich. Der Ecto- und Entoblast gehen am hinteren Rande der Medullarplatte continuirlich in einander über; es stossen daher in diesem Bereiche die Keimblätter nicht mit einer Unterbrechungsfläche an die Dotterzellen, und die geschlossenen Schichten sind stets durch einen Spalt von der Dottermasse der hinteren Hälfte geschieden. Da trotzdem Postgeneration stattfindet, so müssen die betreffenden Zellen also in der Schicht selber producirt werden, und das dazu nöthige Material also von den Seiten her genommen werden. Diese Postgeneration vollzieht sich also in einer der Regeneration entsprechenden Weise, wovon unten des Weiteren gehandelt werden wird.

b) Postgeneration des Mesoblast.

Unter dem Ectoblast findet sich vielfach schon eine weitere, besonders differenzirte Schicht, welche stets mit dem Mesoblast der normalen Hälfte im Zusammenhang steht und den gleichen Namen verdient.

Der normale Mesoblast besteht im ventralen und lateralen Theil des Mittelstückes des Embryo, auf dem Stadium des nahen oder eben vollendeten Schlusses des Medullarrohres, abgesehen von allerdings nicht seltenen Variationen, wie der Ectoblast gleichfalls aus zwei einzelligen Lagen, welche aber an manchen Stellen nicht scharf geschieden, sondern durch Ineinandergreifen der Zellen zu einer einzigen Schicht vereinigt erscheinen. Nach aussen und innen aber bietet der Mesoblast glatte Abgrenzungscontouren dar. Die Zellen sind erheblich grösser, dicker und an Dotterkörnern reicher als die des Ectoblast und führen kein Pigment; sie besitzen aber gleichfalls tief roth gefärbte, also chromatinreiche Kerne. Die innere Schicht des Mesoblast besteht vorwiegend aus abgeplatteten Zellen.

Diese Mesoblastschicht setzt sich nun von manchen Hemiembryones laterales auf die operirte und nachträglich cellulirte Eihälfte fort. Ihre Zellen sind dabei nach aussen hin meist schon zu einem glatten Abgrenzungscontour zusammengeschlossen, sofern daselbst bereits Ectoblast gebildet ist; wenn jedoch die Bildung dieses letzteren, durch Widerstand leistendes Material verzögert, noch nicht so weit vorgedrungen ist, finde ich den Mesoblast nach aussen noch nicht scharf abgegrenzt. Desgleichen ist nach [**275**] innen zu vielfach keine scharfe Grenze vorhanden, indem Zellen des Mesoblast noch mit ihren Ecken mehr oder weniger tief zwischen anliegende Dotterzellen eingreifen und umgekehrt. Nicht selten auch besitzt eine solche anliegende Dotterzelle einen eben solchen, intensiv rothen, kleinen Kern als die Mesoblastzelle; und manche dieser innen anliegenden Dotterzellen sind gleichfalls klein. Diese Uebergangsformen und die unvollkommene Abgrenzung der Schichten nach innen vermehren resp. verstärken sich gegen den freien Rand des Mesoblast hin und finden sich auch an ihm selber. Je näher diesem Rande, um so weniger sind die Zellen des neuen Mesoblast zu zwei getrennten Lagen gesondert, sondern die äusseren und inneren Zellen greifen tief zwischen einander ein, oder es liegen gar noch dritte Zellen zwischen ihnen.

Die Vorsprünge der Zellen des neugebildeten Mesoblast nach innen bekunden uns wieder, dass die Ausbreitung desselben nicht durch Wachsthum an Stellen, welche vom freien Rande entfernt liegen und unter Vorschieben des distal davon befindlichen Theiles vor sich gehen kann, sondern dass das Wachsthum der Schicht am freien Ende selber stattfinden muss. Erscheinungen von Massenverschiebungen, von Aufzehren der Dotterzellen durch die specifischen Zellen, oder von Kernübertritt aus letzteren in die Dotterzellen sind gleichfalls nicht wahrnehmbar; so dass wir also auf Grund der beschriebenen Uebergangsformen, wie beim Ectoblast, annehmen müssen: die Bildung und das *Wachsthum des Mesoblast* auf der operirten und reorganisirten Eihälfte *erfolgt durch „Fortschreiten der Differenzirung“ im „ruhenden“ Dotterzellenmateriale* und zwar unter

directer, mit Theilung verbundener Umwandlung der durch nachträgliche Cellulation gebildeten Dotterzellen.

Diese Umwandlung vollzieht sich auch hier wiederum wie beim Ectoblast blos da, wo die Dotterzellen von schon weiter als sie selber differenzirten Mesoblastzellen berührt werden.

Obgleich aber diese Berührung auch mit den nach innen zu gelegenen Zellen erfolgt, so schreitet die Mesoblastbildung doch nur in Richtung der Fläche fort. Manchmal aber sieht man, dass nach innen vom Mesoblast eine Dotterzelle in Kern und Grösse die Beschaffenheit einer Mesoblastzelle erlangt hat, gleichwohl aber vom Mesoblast ausgeschlossen ist. Wenn also beim Vorschreiten der Differen- [**276**] zirung mehr als zwei Zellen (quer zur Fläche gezählt) in Grösse und Kern die Beschaffenheit von Mesoblastzellen erlangt haben, so werden doch blos die beiden „äusseren" dem Mesoblastverbande eingefügt, die inneren dagegen bleiben ausgeschlossen (s. Taf. VI Fig. 4). Dies gilt indess blos für die ventrale und laterale Gegend. Ist dagegen die Regeneration schon bis zu den mehr dorsal gelegenen Theilen vorgeschritten, so wird wunderbarer Weise entsprechend der grösseren Dicke des Mesoblast an dieser Gegend in der normalen Hälfte auch hier eine dickere, aus mehr als zwei Zellen gebildete Mesoblastschicht hergestellt.

Es müssen also noch die besondere Gestaltung bestimmende Kräfte am rechten Orte vorhanden sein oder zur Wirkung gelangen, um die dieser Gegend des künftigen Embryo zugehörige specifische Formation herzustellen: Kräfte und Vorgänge, für welche uns jede Ahnung eines Verständnisses fehlt.

Die postgenerative Mesoblastbildung geht auch in dorsiventraler Richtung vor sich, und zwar unter wesentlich denselben Erscheinungen, wie sie soeben geschildert worden sind, nur in entsprechend dickerer Lage. Sie findet aber wiederum blos von solchen Stellen aus statt, wo Ecto- und Entoblast schon von einander getrennt sind und daher die Chorda unmittelbar neben der operirten Hälfte liegt.

Auch bei der Mesoblastpostgeneration ist zu bemerken, dass jüngere Dotterzellen mit noch nicht färbbaren Kernen, sowie auch Reste von noch nicht cellulirter Substanz, die Differenzirung hemmen und so die Mesoblastbildung an ihnen vorbei in die Tiefe ablenken oder die Bildung in zwei Schichten trennen; aber nach der Umgehung eines solchen Hindernisses schlägt die weitere Differenzirung bald wieder die richtige Bahn ein: wiederum ein in seinem Wesen durchaus räthselhafter Vorgang.

Da die Mesoblastbildung bald hinter der Ectoblastbildung zurückgeblieben, bald ihr vorausgeeilt angetroffen wird, je nach den zufälligen Hindernissen durch im Wege liegende nicht differenzirungsfähige Zellen, welche die eine oder andere Schicht zu überwinden bezw. zu umgeben hat, so ergiebt sich, dass beide Differenzirungen unabhängig von einander vor sich gehen können. Die „Uebergangszellen" von den typischen Mesoblastzellen zu den Dotterzellen haben dasselbe Aussehen wie die „Uebergangszellen" [**277**] zwischen den Ectoblastzellen und Dotterzellen; man kann daher, wenn keines von beiden dem anderen vorausgeeilt ist, nur durch Verfolgen des Anschlusses der Reihe der Uebergangszellen an eines dieser Keimblätter erkennen, welchem derselben sie zugehören, da ja, wie wir sahen, auch Ectoblastzellen in die Tiefe eindringen können.

c) Postgeneration des Entoblast.

Wir kommen nun zur Postgeneration des Entoblast in der operirten Eihälfte und zur Bildung der von demselben umschlossenen Urdarmhöhle.

Da die äussere Umwachsung der operirten Hälfte mit Ectoblast der Hauptsache nach in den Richtungen der normalen Umschliessung der weissen Unterseite des Eies, also wie bei der Gastrulation, erfolgte, so lag es nahe, zu vermuthen, dass dieser Vorgang der Postgeneration eine Wiederholung der normalen Gastrulation darstelle; dass also bei der Umschliessung der operirten Eihälfte mit Ectoblast an der Innenseite desselben zugleich eine innere Epithellage, der Entoblast, gebildet, und damit zugleich auch ein Spalt zwischen dem Entoblast

und der von ihm bedeckten Eioberfläche als Anlage der Urdarmhöhle hergestellt werde.

Die Besichtigung der Schnitte zeigte nun aber gerade das Gegentheil. Es wurde bei der Umschliessung der operirten Eihälfte mit Ectoblast kein Entoblast gebildet; sondern der Ectoblast blieb, wie wir schon gesehen haben, unmittelbar dem unterliegenden Dotter angeschmiegt, so weit nicht zugleich der Mesoblast gebildet wurde. Die fehlende Hälfte des Entoblast und die von ihm umschlossene Urdarmhöhle werden vielmehr nur von dem schon gebildeten Entoblast des Hemiembryo aus postgenerirt.

Als Vorläufer dieser Postgeneration macht sich seitens der Dotterzellen der operirten Eihälfte eine radiäre Anordnung der Dotterzellen um die mediale dorsicephale Ecke der Urdarmhöhle der entwickelten Hälfte bemerkbar. Diese Anordnung ist zugleich mit entsprechend keilförmiger Gestaltung der Dotterzellen verbunden und durchsetzt manchmal die ganze Dottermasse der operirten Eihälfte, soweit diese noch nicht in die beiden äusseren Blätter differenzirt ist.

Darauf zeigt sich als nächstes Stadium eine Fortsetzung der Urdarmhöhle von der dorsicephalen Ecke aus in Form einer [**278**] queren Spalte in die andere Hälfte hinein. Dies bekundet sich dadurch, dass jetzt die Zellen zu beiden Seiten dieses Spaltes dicht zur Bildung eines glatten Abgrenzungscontours zusammengeschlossen sind, wobei die der Medianebene nächsten Zellen auch schon rechtwinkelig zu diesem Contour sich ausdehnen, während die mehr seitlichen noch zum Theil die schiefe, radiäre Anordnung erkennen lassen. Um die seitliche Ecke dieses Spaltes sind dann die übrigen Zellen radiär geordnet, wie dies ja auch während der ersten Bildung der normalen Urdarmhöhle am Fundus derselben der Fall ist.

Es geht also eine eigenthümliche *ordnende und gestaltende Wirkung von der Urdarmhöhle oder deren Wandung aus.* Die Zellen, welche den Spalt begrenzen, sind sehr hoch und dick, und diejenigen Zellen, welche die dorsale Wandung der

Urdarmhöhle bilden, haben auch, wie auf der normalen Hälfte, tiefrothe Kerne, während in der ventralen Wandung die Kerne in beiden Hälften blass sind.

Die Entoblastzellen der postgenerirten Seite grenzen sich wie die der normalen Seite, mit annähernd „geraden" Flächen gegen einander ab, so dass also wiederum nichts von einem Aufgefressenwerden durch diejenigen der normalen Hälfte wahrnehmbar ist. Da auch wieder die Erscheinungen von Massenverschiebungen und Stauungen fehlen, so schliesse ich, dass die vorher schon am Ort befindlichen Zellen sich umgeordnet und umgeformt haben; und da diese Differenzirung auch hier wieder nur in Continuität mit dem Entoblast der anderen Hälfte vor sich geht, so nehme ich wiederum an, dass der Differenzirungreiz von den bereits differenzirten Zellen ausgeht und in dem ruhenden Dotterzellenmaterial sich ausbreitet und die Differenzirung desselben veranlasst.

Diese Postgeneration des Entoblast geht ferner, entsprechend dem Verhalten der anderen Keimblätter, blos von dem Theile des Entoblast aus, der schon vom Ectoblast getrennt ist, der also mit einem freien Rande, mit einer „Unterbrechungsfläche", wie bei einem Substanzverlust, endet und mit diesem an das Material der operirten Hälfte anstösst. Ausserdem vermisse ich die Postgeneration des Entoblast noch an mehreren jüngeren Präparaten, wo diese Trennung bereits vollzogen ist, die Medullarrohranlage im Kopftheil aber noch wenig specifische [**279**] Differenzirung aufweist. Erst an älteren Objecten, bei welchen diese Differenzirung schon sehr ausgesprochen ist, finden sich auch Erscheinungen der Postgeneration des Entoblast; dieselbe setzt also erst ziemlich spät ein. Allmählich wird dann die auf die geschilderte Weise angelegte spaltenförmige Urdarmhöhle vergrössert und ausgeweitet.

Aus den auf diese Weise postgenerirten Keimblättern formen sich dann im weiteren Verlaufe, wie oben erwähnt, normale Organe; den Modus dieser weiteren Nachentwickelung habe ich indess noch nicht des Genaueren verfolgt.

d) Folgerungen aus den vorstehenden Thatsachen der Postgeneration.

Fassen wir das Ergebniss unserer Schlüsse über die Vorgänge der postgenerativen Bildung der Keimblätter zusammen, so konnten wir folgende Arten des Geschehens als für alle drei Keimblätter gültig feststellen [1]).

Erstens: die Postgeneration der Keimblätter der Halbbildungen geht immer von den schon differenzirten Keimblättern der normal entwickelten Eihälfte aus; sie greift erst dann auf die nachträglich cellulirte Dottermasse über, wenn, resp. wo ein solches Keimblatt mit einer *„Unterbrechungsfläche"* [also mit den „Seitenflächen" seiner Zellen (s. Nr. 26, S. 37)] an diese Masse grenzt. Die an diesen Stellen begonnene Bildung setzt sich stets „continuirlich" in der Dottermasse der unentwickelten Eihälfte fort. Gegen den freien Rand der fortschreitenden Keimblattdifferenzirung finden sich stets allmähliche „Uebergangsstufen" zwischen den indifferenten Dotterzellen und den Zellen des bereits vollkommen differenzirten Keimblattes. Unter Zurückweisung anderer Möglichkeiten kommen wir daher zu dem Schlusse, dass sich diese fortschreitende Differenzirung in dem schon vorher am Orte befindlichen und während der Differenzirung daselbst verbleibenden Materiale, also im „ruhenden" Dotterzellenmateriale durch directe Umbildung der Dotterzellen (bei dem Ecto- und Mesoblast zugleich unter Theilung derselben) vollzieht.

Bezüglich der Oertlichkeit der Ursachen dieser Vorgänge lassen sich nun weiterhin einige Schlüsse ableiten:

Da das auf die erwähnte Weise nachträglich zu Keimblättern differenzirte Dotterzellenmaterial in seinem den „Leib" der Zellen bildenden Material durch die Operation vielfach in Un-
[**280**] ordnung gebracht worden war, und da auch das Kern-

[1]) Das in einem Puncte abweichende Verhalten bei der Postgeneration der hinteren Hälfte des Medullarrohres der vorderen Halbembryonen wird im Zusammenhang mit der Regeneration seine Erörterung finden (s. S. 512).

material der aus ihm nachträglich gebildeten Zellen nicht durch eine „typische“ Vertheilung seinen Platz erhalten hatte, sondern von dem Furchungskern theils der operirten, theils der nicht operirten Eihälfte abstammend zufälligen Momenten seine Lagerung verdankt, so konnte die für die „normale“ Entwickelung denkbare Annahme, dass an „typischen“ Orten immer „typisches“, zu ganz bestimmter selbstständiger Entwickelung befähigtes Material gelagert sei, und dass deshalb eine ordentliche Keimblattbildung vor sich gegangen sei, in diesem Falle nicht zulässig erscheinen.

Sondern wir müssen schliessen, dass *die Ursache für diese „typische“ Weiterbildung der Keimblätter der primär entwickelten Hälfte innerhalb der operirten Eihälfte auf Kräften beruht, welche von den Keimblättern der ersteren Hälfte ausgehen.*

Es kann auch Jemand behaupten, dass trotz dieser Umordnung das Material der operirten Hälfte sich „selbstständig“ zu normalen Bildungen entwickelt habe, und dass gleichsam blos zufällig diese Entwickelung immer in Berührung mit dem bereits Entwickelten sich vollziehe und blos zufällig von da aus stets continuirlich sich ausbreite. Hierbei müsste es aber von vornherein in jeder Zelle liegen, dass sie ein klein wenig später ihre Umwandlung vollziehe, als die in der Differenzirungsrichtung hinter ihr und etwas früher als die in dieser Richtung vor ihr gelegene Zelle. Es wäre zu verwundern, wenn ohne einen die räumliche Continuität der Differenzirung sichernden Causalnexus nicht Anachronismen (wie ich sie doch sonst häufig bei der Entwickelung beobachtet habe) und daraus resultirende Störungen der Continuität vorkommen sollten. Deshalb und weil es in unserem Falle von „abnormen“ Bildungen durchaus wunderbar wäre, woher die prästabilirte Harmonie der Differenzirungsfolge kommen sollte, glaube ich hier, wo immer die Continuität im Fortschreiten, selbst bei im Wege liegenden Störungen gewahrt war, einen directen Causalnexus annehmen zu müssen.

Welcher Art dieser Causalnexus aber im Speciellen ist, vermag ich natürlich nicht zu sagen. Ich habe die Möglichkeit zurückgewiesen, dass in unserem Falle das differenzirte Material selber durch Wachsthum und Vermehrung der differenzirten Zellen, sei es auch blos am freien Rande, fortschreite, oder in anderen [**281**] Worten dass die Vergrösserung des differenzirten Gebildes durch Assimilation in die Zellen aufgenommener Nahrung vor sich geht. Sondern ich nehme dagegen an, dass die *fortschreitende Differenzirung bei unserer Postgeneration durch directe assimilirende und differenzirende Wirkung differenzirter Zellen auf andere ihnen unmittelbar benachbarte, weniger differenzirte Zellen sich im Raume ausbreitet.*

Bei diesem letzteren Vorgang sind aber sehr verschiedene Grade der Einwirkung möglich. Es kann z. B. von den differenzirten Zellen eine die Differenzirung blos „auslösende" Wirkung ausgehen, während nach diesem Anstoss die ganze Reihe der nöthigen Veränderungen sich von selber vollzieht; oder es kann umgekehrt „jede" dieser einzelnen Veränderungen von der differenzirten Zelle nicht blos „veranlasst," sondern auch durchaus „bewirkt" werden; und zwischen diesen Extremen sind zahllose Zwischenstufen denkbar. In Folge der „atypischen Anordnung des hier in „typischer" Weise differenzirten Materiales bin ich aber geneigt, die Einwirkung der differenzirten Zelle auf die nicht differenzirten nicht als eine blos auslösende oder blos anregende zu denken.

Da wir ferner festgestellt haben, dass die fünf von mir unterschiedenen Veränderungen der Dotterzellen bei der Bildung des Ectoblast an ihnen: Chromatinvermehrung in den Kernen, Pigmentbildung, Zelltheilung, Zellordnung und Zellgestaltung von der Stelle der vollkommenen Differenzirung aus verschieden weit sich fortpflanzen, so ist also zu schliessen, dass für jeden dieser Vorgänge eine besondere differenzirende Einwirkung stattfinden muss, und dass diese verschiedenen Einwirkungen, abgesehen von der Einhaltung der angegebenen

Reihenfolge, unabhängig von einander vor sich gehen und sich selber ungleich weit fortpflanzen können (s. S. 491).

Dieser im Wesentlichen „assimilirenden" Wirkung der differenzirten Zellen auf andere Zellen bei der postgenerativen Ausbreitung der Keimblätter müssen natürlich bei der weiteren Postgeneration, bei der Bildung der einzelnen typischen Organe aus diesen Blättern in anderem Sinne „differenzirende" Wirkungen folgen; denn es ist wohl ebenfalls nicht annehmbar, dass die verschieden gelagerten Zellen des postgenerirten Keimblattes damit schon die Fähigkeit zu „typisch" verschiedener „selbstständiger" Entwickelung erlangt haben sollten, eine Eventualität, welche, wie ich hoffe, der directen experimentellen Prüfung zugänglich sein wird. Freilich schliessen [**282**] auch diese weiterhin anzunehmenden differenzirenden, an jedem Orte eine typische Bildung hervorbringenden Einwirkungen für uns zur Zeit unlösbare Probleme ein.

Unterschied der Vorgänge der Postgeneration und der normalen s. directen Entwickelung.

Es war nun wichtig, durch Vergleichung mit den normalen Vorgängen der Keimblattbildung festzustellen, ob die Vorgänge der postgenerativen Bildung derselben ganz neue Arten der Bildung darstellen, oder ob nicht vielmehr in ihnen blos eine kleine Variation oder gar blos eine Heterotopie und Heterochronie von Arten von Vorgängen, welche auch bei der normalen Bildung sich vollziehen, vorliegt. Bei der Ausführung eines solchen Vergleiches hemmt uns aber die Unsicherheit unserer Kenntnisse über die normalen Vorgänge. Ich will daher die eingehende Discussion dieser Frage auf eine spätere Abhandlung verschieben, in welcher ich Erfahrungen und Schlüsse über die wirklichen Vorgänge, nicht blos über den formalen Schein der Bildung der Keimblätter mittheilen werde.

Gegenwärtig sei blos erwähnt, dass meine derzeitigen Beobachtungen mich auf die Seite derjenigen Autoren, z. B. Scott, Osborn, Bambeke, Calberla u. A. verweisen, welche die Ausbreitung der

ein Mal angelegten Keimblätter nicht blos durch Nachkommen der Zellen dieser ersten Anlage, sondern auch unter Aufnahme und Differenzirung neuer, anliegender Zellen vor sich geht; so dass also darin eine Uebereinstimmung mit der Ausbreitung des postgenerirten Keimblattes sich bekundet [s. Nr. 26, S. 49].

Ein evidenter Unterschied spricht sich jedoch in der „Anlage" der primären und der postgeneriten Keimblätter darin aus, dass die Ursachen für die Anlage der ersteren in der sich entwickelnden verticalen Eihälfte, bezw. wie wir sahen, sogar blos in dem verticalen Eiviertel, in dem sie angelegt werden, selber sich befinden, während wir bezüglich der postgenerativen Keimblätteranlage schliessen mussten, dass sie blos in Abhängigkeit von den Keimblättern der primär entwickelten Hälfte vor sich geht. Aus diesem ersten Unterschied war ein zweiter abzuleiten, derjenige, dass Ecto- und Entoblast nicht wie bei der Gastrulation beide im Zusammenhang angelegt und vergrössert wurden, sondern dass jedes dieser Blätter ohne jede Verbindung und Beziehung zu dem anderen gebildet wurde.

Unterschied der Vorgänge der Postgeneration und der Regeneration.

Vergleichen wir nun die Vorgänge der Postgeneration noch nicht gebildeter Theile mit denen der Regeneration gebildeter, [**283**] aber in Verlust gerathener Körpertheile, so tritt uns wieder unsere Unkenntniss zum Theil hemmend entgegen; denn Regeneration der eigentlichen „Keimblätter", das heisst Regeneration an so jungen Embryonen, welche noch aus den eigentlichen, nicht bereits weiter differenzirten Keimblättern gebildet sind, ist mir nicht bekannt (s. S. 490 Anm.). Indess lassen sich vielleicht die an älteren Individuen gewonnenen Ergebnisse in einer Hinsicht auf so jugendliche Stadien übertragen und so mit der beschriebenen Postgeneration der Keimblätter vergleichen. Nämlich die allgemein festgestellte Thatsache, dass verletzte Gewebe sich nur aus den Nachkommen ihrer eige-

nen Elemente regeneriren[1]). Sofern dann dies auch für frühzeitige embryonale Regeneration gilt, so ist dadurch ein fundamentaler Unterschied von der hier von uns beobachteten Art der Postgeneration ausgesprochen, bei welcher ja, wie wir gesehen haben, das Zellmaterial „nicht" von den Elementen des sich postgenerirenden Blattes abstammt, sondern zum Theil durch das sehr durcheinander gekommene Kern- und Dottermaterial der operirten Eihälfte, zum Theil durch nur an zufälligen Stellen übergetretenes und dann vertheiltes Kernmaterial der primär entwickelten Hälfte gebildet wird[2]).

Eine wichtige Uebereinstimmung zwischen Postgeneration und Regeneration spricht sich jedoch darin aus, dass beide nur von den schon präexistirenden Gewebsschichten und nur nach Herstellung von Unterbrechungsflächen (s. o. S. 498) vor sich gehen. (NB. Das Bindegewebe — blos das lockere? — macht davon eine Ausnahme, seiner Function als Gewebe zur Verbindung der Theile und damit zugleich als Lückenbüsser entsprechend, indem es schon wuchert, wenn nur seine normale seitliche Abgrenzungsfläche der Abgrenzung durch eine anliegende Schicht anderen Gewebes beraubt wird. Ob aber auch, wenn es dabei zugleich vollkommen vor fremden Einwirkungen geschützt wäre?)

Wir dürfen aber nicht versäumen, daran zu erinnern, dass bei der Postgeneration der hinteren Hälfte des Embryo von der vorderen aus im Bereiche des medullaren Abschnittes der Dorsalplatte die Vorgänge anders, anscheinend gerade umgekehrt [**284**] als bei der sonstigen Postgeneration verlaufen, indem hier Ecto- und Entoblast im Zusammenhang bleiben, also keine „freien" Seitenräder vorhanden sind (s. Nr. 28, S. 657 u. 661), weshalb auch die Differenzirung nicht auf das anliegende Dottermaterial übergreift, sondern die Aufnahme oder Bildung neuer Zellen von anderer Seite her vor sich gehen muss (s. S. 501).

1) Vergl. P. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien. Berlin 1881. S. 153.

[2) Vergleiche dazu die mir später gelungene Heranziehung ganzer Froschembryonen blos aus je einem halben Ei ohne Verwendung der operirten Eihälfte Nr. 26, S. 45.]

Ich bin überzeugt, dass die soeben erwähnten Verschiedenheiten der Postgeneration von der Regeneration und beider von der normalen Entwickelung nicht in dem Sinne aufzufassen sind, dass bei der Post- und Regeneration wesentlich „neue“ bei, der normalen Entwickelung nicht vorkommende specielle Bildungsvorgänge stattfinden. Denn ich halte es für durchaus unwahrscheinlich, dass es bei demselben Individuum zwei oder drei in dem Wesen ihres Mechanismus verschiedene Arten der Erzeugung derselben Körpertheile gebe; sondern man wird vermuthen, dass die Nachbildung und die Wiederbildung in der Art ihrer Grundvorgänge blos unter minimalen, durch den Charakter des Ersatzes fehlender Theile von der Abgrenzungsfläche des Defectes aus bedingten, Abweichungen von der normalen Entwickelung sich vollziehen, während im Uebrigen die Grundvorgänge dieselben seien. Ja es könnte sehr lehrreich sein, umgekehrt aus der Thatsache der Regeneration, Postgeneration in Verbindung mit diesem vermutheten Principe ihrer Vollziehung durch dieselben Grundvorgänge wie die der normalen Ontogenese, abzuleiten, welche Arten von Grundvorgängen allein diese dreierlei Bildungsarten zu liefern vermöchten [Etwas einschränkend siehe S. 520 und Nr. 26, S. 49, Nr. 27, S. 303, Nr. 31, S. 279 u. f.].

Theoretische Erwägungen.

Es regt sich nun weiterhin die Frage, woher das Material, in welchem sich die Postgeneration vollzieht, die Fähigkeit zu dieser, wenn auch nur abhängigen Differenzirung hat. Man kann zunächst daran denken, dass in dem Dottermaterial der operirten Eihälfte, welches ja bei den nachentwickelten Gebilden nach der Nucleisation wieder belebt, cellulirt und zum Aufbau verwendet worden ist, die Ursache der specifischen, wenn auch nur abhängigen Differenzirungsfähigkeit zu typischen Gebilden gelegen sei. So kämen wir zu der allgemeinen Frage, ob die Ursache der Entwickelung mehr im Zellleib oder im Zellkern zu suchen sei. Ich will indess nicht auf diese Frage im Allgemeinen eingehen, da das Für und [285] Wider in letzter Zeit zur Genüge behandelt worden ist, zuletzt

zusammenfassend von C. Weigert[1]) in dem Sinne der Majorität der Autoren, dass die idioplastischen Functionen an den Kern geknüpft sind, und jüngst von G. Platner[2]) mit der Auffassung, dass dem Protoplasma der hervorragendste Antheil an der Gestaltbildung bei der Entwickelung zukommt, während dieser Autor sich „die Rolle des Kernes nur den Diensten analog denkt, welche dem Chemiker die Hitze leistet". Ich will blos sogleich erwähnen, dass letzterer Autor Born und mir die Ansicht, dass der Kern allein die Differenzirung bewirke, mit Unrecht als ein von uns „als selbstverständlich vorausgesetztes Axiom" zuschreibt. Eine solche Auffassung hat keiner von uns irgend wo ausgesprochen.

Neben den von Fol, Strasburger, van Beneden, Nussbaum, Gruber u. A. gelieferten Thatsachen habe ich auch meinen eigenen Versuchen ein Argument für die im Verhältniss zum Zellkern untergeordnete idioplastische Bedeutung des Protoplasmas entnommen; nämlich die Thatsache, dass trotz mehrfachen Umrührens des Inhaltes einer der beiden ersten Furchungskugeln mit einer eingestochenen Nadel, sowie trotz grosser, bis ein Fünftel des Eiinhaltes betragender, Extraovate und trotz der bei diesem Austritt nothwendig entstehenden Umordnung der verschiedenen Dottersubstanzen vielfach normal gestaltete Embryonen gebildet wurden [s. S. 179]. Dies scheint mir die grössere gestaltende Bedeutung des Kernes [und eventuell mit ihm eng verbundener Theile des Zellleibes (Centrosomen)] für die Entwickelung zu beweisen [siehe Nr. 24, S. 2]. Das Gleiche folgert Born mit Recht aus seinen Versuchen über die Einwirkung der Schwere auf die Froscheier[3]), indem er zeigte, dass bei der Zwangslage der Eier hochgradige innere Umordnungen des Dottermateriales entstehen, ohne dass dadurch die Entwickelung in abnorme Bahnen gelenkt wird; und ich möchte von diesem allgemeinen Befunde noch besonders hervorheben, dass nach

[1]) C. Weigert, Neuere Vererbungstheorien. Schmidt's Jahrbücher Bd. 115. S. 89 u. f.

[2]) G. Platner, Kern und Protoplasma. Habilitationsschrift. Breslau 1887.

[3]) G. Born, Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv f. micr Anat. Bd. 24. S. 533.

Born's deutlicher Abbildung diese abnorme Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen noch nach der dritten [**286**] Furchung sehr augenfällig vorhanden ist, so dass also den acht Furchungskugeln eine dem normalen Verhalten nicht entsprechende Mischung der verschiedenen Dottersubstanzen zugekommen ist und dass diese Abnormität nunmehr wohl auch nicht mehr rückgängig gemacht werden kann.

Gegen das Bedingtsein der postgenerativen Gestaltungsfähigkeit der Masse der operirten Eihälfte durch die specifischen Qualitäten des mitverwendeten Dottermateriales der operirten Eihälfte scheint mir direct zu sprechen, dass dieses Dottermaterial vielfach so hochgradig verändert war, dass schon die ganze Masse mit zahlreichen, zwanzig und mehr, Kernen durchsetzt war, ohne dass um einen einzigen derselben eine Abgliederung des Zellleibes erfolgt war [1]), während in anderen Fällen schon um den dritten und vierten Kern eine solche Abgliederung und zwar einer dann entsprechend grösseren Masse stattgefunden hatte; und ich habe entsprechende Unterschiede der nachträglichen Cellulation auch von aussen an Halbbildungen beobachtet, welche später durch Postgeneration sich vollkommen ergänzten.

Danach hätten wir also die Ursache der Fähigkeit des Materiales der operirten Eihälfte zur Nachentwickelung vorzugsweise in dem „Kernmaterial" derselben zu suchen, soweit sie nicht, wie dargethan, als abhängige Differenzirung von den differenzirenden Qualitäten der Theile der primär und selbstständig entwickelten Eihälfte zu betrachten ist. Wie viel idioplastische Fähigkeiten der abhängige Theil bei dieser letzteren Art der Gestaltung mitzubringen hat, ist nicht zu sagen; das wesentliche zur Zeit Erkennbare war nur, dass die operirte Eihälfte trotz des Uebertrittes von Kernen aus der normal sich entwickelnden Hälfte nicht selbstständig entwickelungsfähig ist, also kein *Vollidioplasma* (Weigert) oder keine *Differenzirungsurzellen* enthält.

Und andererseits ist es von hoher Bedeutung, dass die unversehrte Eihälfte, während sie selber noch in rascher typischer Differenzirungsfolge begriffen ist, Zellkern- und viel-

[[1]) Siehe S. 480 Anm.].

leicht auch Zellleibmaterial abgeben kann, ohne dass dadurch in dem Gange ihrer Entwickelung eine erkennbare Störung eintritt. Diese Abgabe von Kernmaterial ist indess kein besonderer Vorgang, denn er findet am Rande der Keimscheibe der mesoblastischen Eier normaler Weise statt; und auf ihn glaube ich oft auch die Furchung der gestielten Extraovate zurückführen zu müssen.

[**287**] Nach den mitgetheilten Beobachtungen über die successive Nachbildung der durch die Operation am Ei schon in ihrem Anlagematerial zerstörten bezw. alterirten Theile des Embryo können wir nun auch die Bedeutung meiner in einer früheren Arbeit [S. 180] gemachten Angabe, dass nach diesen Operationen im Ganzen normal gestaltete Embryonen mit nur einem circumscripten Defecte oder einer circumscripten Verbildung resultiren, bezüglich der Bedeutung eines Theiles der als Verbildungen bezeichneten Vorkommnisse etwas genauer präcisiren. Zum Theil waren in jenen Fällen wirkliche schrumpfungsartige Verbildungen der Oberfläche im betreffenden Bezirk vorhanden, deren Verständniss mir noch fehlt. Zum Theil aber, und dies bezieht sich besonders auf Kopf- und Rückentheile schon weit differenzirter Embryonen, waren es Bildungen, welche früheren Stadien der normalen Entwickelung immerhin ähnlich waren, und aus welchen allmählich auch normale, denen der anderen Körperhälfte gleichende Bildungen hervorgingen; so dass also diese Art der damals gesehenen „Verbildungen“ wohl als Formen der „nachträglichen Bildung“, der Postgeneration aufzufassen sind.

Neue Möglichkeit der Entstehung von symmetrischen Doppelbildungen.

Mit der im Vorstehenden festgestellten, noch vor wenigen Jahren von mir selber für unmöglich gehaltenen [s. S. 122] Thatsache, dass von der, auf dem Wege der Selbstdifferenzirung, primär gebildeten seitlichen Hälfte des Embryo aus die fehlende Hälfte durch abhängige Differenzirung aus einem nicht selbstdifferenzirungsfähigen Eimateriale nachgebildet werden kann, haben wir vielleicht eine neue Möglichkeit erworben, die Entstehung von Doppel-

bildungen abzuleiten[1]). Hierbei ist wichtig, dass [**288**] die nachträgliche Bildung von den freien, der eigentlichen Medianebene entsprechenden seitlichen Rändern der Keimblätter ausgeht, und dass die Postgeneration successive und so weit fortschreitet, als zur abhängigen Differenzirung fähiges Material vorhanden ist.

Die Möglichkeit solcher Entstehung von Doppelbildungen ist zugleich geknüpft an die Präexistenz einer anderen Missbildung, nämlich an die unvollkommene oder ganz ausgebliebene Vereinigung der beiden Medullarwülste, also an die oben kurz erwähnte Asyntaxia medullaris totalis bezw. partialis. Hierbei endigen das Hornblatt, die Semimedulla, die Semichorda und unterhalb der Chorda das Mittelblatt frei. Sofern nun, im Bereiche des weiten Auseinanderstehens der Entoblast noch eine Zeit lang fehlt und die genannten Organe sich nicht zu sehr einrollen, so stossen diese Halborgane direct an Dotterzellen, in welchen dann nach obiger Erfahrung die abhängige Differenzirung vor sich gehen könnte. Jede Antimere würde in dem Dotter unter Umwandlung desselben, räumlich successive fortschreitend so weit ein Stück der anderen Hälfte postgeneriren, bis beide Bildungen in der Medianebene des ganzen Eies zusammenstossen. In dieser Berührungsebene müssen dann die nachträglich gebildeten Stücke von seitlichen Körperhälften mit einander entsprechenden Theilen zusammentreffen, sofern die Bildung von beiden Seiten her annähernd gleichmässig erfolgt. Wir erhielten dann also auf eine secundäre

1) Dagegen kann ich Leo Gerlach's Angabe, dass er durch Ueberfirnissen der Hühnereier Doppelbildungen hervorgebracht habe, noch jetzt und so lange nicht zustimmen, als er, wie bis jetzt, im Ganzen blos zwei unzweifelhafte Doppelbildungen (auf 60 in dieser Weise beeinflusste Eier) erhalten hat. Das kann sehr wohl Zufall sein. Ich habe als Student unter 200 bebrüteten Eiern drei ausgesprochene Duplicitates anteriores erhalten, während doch die Mittelzahl von Dareste aus 10 000 Eiern nur eine Doppelbildung auf 250 Eier ergiebt, also 4 mal kleiner ist. Wenn Gerlach bei weiterer, aber leider seit 6 Jahren unterlassener Fortsetzung seiner Versuche mindestens 30 Doppelbildungen (auf etwa 500, von verschiedenen Höfen stammende Eier) erhalten haben wird, dann werde ich an einen causalen Zusammenhang des Resultates mit seiner Versuchsweise glauben; eher aber halte ich die Annahme einer causalen Beziehung zwischen beiden nicht für zulässig.

[Der Autor hat danach selber (mündlich) zugegeben, dass sein Schluss unzutreffend war; womit nun wohl diese selbst von R. Virchow (sein Arch. Bd. 103, S. 33) als erwiesen angesehene Angabe definitiv eliminirt ist.]

Weise unvollkommene Doppelbildungen, welche dem in der Sache schon von MECKEL deutlich beschriebenen, von mir benannten Gesetz der „doppelten Symmetrie der Organanlagen“ entsprechen. Namentlich würde auf diese Weise die noch nicht während ihrer Entstehung beobachtete Duplicitas dorsalis hervorgehen können, und zwar häufiger die Duplicitas dorsicaudalis, seltener dorsicephalica[1]). Bei einem Erfolge würde dann auch die Prüfung der AHLFELD'schen Hypo- [289] these der Erzeugung solcher Doppelbildungen durch Spaltung des Embryo längs der Medullarfurche wieder aufzunehmen sein.

Ergebnisse.

Nach Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen „vermag“ die andere Furchungszelle sich auf dem normalen Wege zu einem im Wesentlichen normalen halben Embryo zu entwickeln. Auf diese Weise erhielten wir Hemiembryones laterales und anteriores nebst den entsprechenden Vorstufen der Semimorula, Semiblastula und Semigastrula. Auch wurden Dreiviertel-Embryonen mit Fehlen einer seitlichen Kopfhälfte durch Anstechen des Eies nach der zweiten Furchung gewonnen. Es konnte daher der Satz aufgestellt werden: Die Entwickelung der Gastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryo ist von der Viertheilung des Eies an eine Mosaikarbeit aus mindestens vier verticalen, im Wesentlichen selbstständig sich entwickelnden Stücken (S. 454).

Ferner sahen wir an der Missbildungsform der Anentoblastia, dass das äussere und das mittlere Keimblatt auch beim Fehlen des Darmentoblast ihre specifischen Einzelbildungen zu differenziren vermögen, und zwar auch dann, wenn die Form des ganzen Embryo in Folge obigen Fehlens eine abnorme wird. Desgleichen wird hierbei jederseits die Semichorda dorsalis lateralis gebildet (S. 442).

[[1]) Die hier ausgesprochene neue Möglichkeit der Entstehung von Doppelbildungen wurde von F. KLAUSSNER (Mehrfachbildungen bei Wirbelthieren, eine teratologische Studie, München 1890) in ausgedehnter Weise verwerthet und von H. ENDRES (Anstichversuche an Froscheiern, Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur, Sitzg. v. 15. Nov. 1894 u. Arch. f. Entwickelungsmechanik Bd. II 1895) experimentell als richtig erwiesen.]

Die durch die Operation ihrer Entwickelungsfähigkeit beraubte Furchungszelle kann allmählich wiederbelebt werden (S. 480).

Diese Reorganisation erfolgt zum Theil unter Uebertritt einer grösseren Anzahl von Zellkernen (nebst Protoplasma?) aus der normal entwickelten Eihälfte, unter Vertheilung der eingewanderten Kerne in der ganzen Dottermasse, soweit diese nicht schon durch Abkömmlinge des ihr zukommenden Furchungskernes mit Kernen versehen ist, sowie unter nachträglicher Vermehrung dieser beiden Arten von Kernen. Dieser Bekernung oder Nucleisation der operirten Furchungskugel folgt später eine Cellulation nach, indem um jeden Kern eine Zellenabgliederung des Dotters vor sich geht. Hochgradig veränderte Theile widerstehen dieser Art der Wiederbelebung, werden jedoch in späterer Zeit auf etwas modificirte Weise gleichfalls wieder verwendbar gemacht (S. 468—484).

Der Reorganisation der operirten Eihälfte schliesst sich eine [**290**] nachträgliche Entwickelung, eine „Postgeneration“ derselben an, welche zu einer vollkommenen Ergänzung der fehlenden Seitenhälfte oder hinteren Hälfte des Embryo führen kann (S. 484—513).

Diese Postgeneration erfolgt nicht auf dieselbe Weise wie die normale Entwickelung der primär gebildeten Hälfte; sie ist daher nicht blos als verspätete, aber normaler Weise sich vollziehende Entwickelung anzusehen (S. 510). Dies spricht sich darin aus, dass die Postgeneration der Keimblätter in der nachgebildeten Hälfte nicht wie bei der primären Entwickelung durch selbstständige erste Anlage der Keimblätter vor sich geht, sondern dass die Postgeneration nur von den bereits in der entwickelten Hälfte gebildeten Keimblättern aus stattfindet. Dies geschieht jedoch nur von solchen Stellen aus, wo die Keimblätter der primär entwickelten Hälfte des Embryo schon derart von einander geschieden sind, dass jedes Keimblatt mit einem freien Seitenrande, mit einer „Unterbrechungsfläche“, wie bei einem künstlichen Defect, an die nichtentwickelte Eihälfte anstösst (s. S. 498). In Folge dieser Bedingung findet bei der Ergänzung der lateralen Halbbildungen keine eigentliche Gastrulation statt (s. S. 511).

Die postgenerative Bildung der Keimblätter geht in dem durch die nachträgliche Cellulation gebildeten Zellmateriale vor sich, indem der Process der Differenzirung in dem „ruhenden“ Zellmateriale fortschreitet. Die zur Bildung eines Keimblattes nöthigen verschiedenartigen Differenzirungen pflanzen sich hierbei mit ungleicher Geschwindigkeit in dem noch indifferenten Zellmateriale fort (S. 507—510).

Da die verschiedenen Dottermaterialien und die Zellkerne der operirten Eihälfte keine typische Lagerung haben, sondern in ihrer Lagerung durch zufällige Momente bestimmt werden, so konnte nicht angenommen werden, dass die typische Ausbreitung und die typischen Resultate der Postgeneration durch eine typische Ordnung bestimmt qualificirter, der „Selbstdifferenzirung“ fähiger Substanzen bedingt sind. Wir glauben daher schliessen zu müssen, dass bestimmte differenzirende Einwirkungen von dem bereits differenzirten Materiale auf das ihm anliegende noch indifferentere Zellmaterial ausgehen (S. 507).

Während durch unsere Befunde die „primäre“ s. „*directe*“ *Entwickelung* (s. S. 450) der ersten Furchungszellen als „Selbstdifferenzirung“ [**291**] derselben, bezw. des Complexes ihrer Nachkommen sich erwiesen hat, sind die reorganisirten Eitheile nur einer „abhängigen Differenzirung“ durch Einwirkung schon differenzirter Theile fähig (S. 508).

An einer neuen Form von Missbildungen, der „Asyntaxia medullaris“, dem Ausbleiben der normalen Verschmelzung der beiden seitlichen Hälften der Medullarrohranlagen, welche gewöhnlich mit entsprechendem Mangel des Darmblattes (Anentoblastia) verbunden ist, konnte weiterhin eine selbstständige Entwickelungsfähigkeit des äusseren und mittleren Keimblattes beim Fehlen des inneren Keimblattes constatirt werden.

Breslau, Januar 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI und VII.

Sämmtliche Figuren stellen Froschembryonen (von Rana fusca und esculenta) dar.

F Furchungshöhle. Ec Ectoblast (äusseres Keimblatt). En Entoblast (inneres Keimblatt). Ms Mesoblast (mittleres Keimblatt). Ch Chorda dorsalis. Md Medullarwulst. U Urdarmhöhle, in Fig. 8 Taf. VII Urmund. D Dotterzellen. V Vacuolen.

Tafel VI.

Fig. 1. Semiblastula verticalis, senkrechter Meridianschnitt. Die Zellen schematisirt gezeichnet. a Eine blos nach der entwickelten Seite des Eies hin abgegrenzte Zelle.

Fig. 2. Semiblastula verticalis, Schnitt desgl. Ausdehnung der Furchungshöhle in die unentwickelte Hälfte des Eies. KN Kernnest. K' Sehr grosser Kern mit Netzstructur.

Fig. 3. Semigastrula lateralis, schräger Längsschnitt.

Fig. 4. Hemiembryo sinister, Querschnitt. S—S Die Medianebene. Die rechte Hälfte des Eies ist bereits vollkommen nachcellulirt; die Postgeneration der Keimblätter hat begonnen. Chorda dorsalis bereits zur normalen Grösse des Querschnittes nachentwickelt. J Zwei jugendlich gebliebene Dotterzellen (Furchungszellen).

Tafel VII.

Fig. 1. Rückenfläche eines normalen Froschembryo mit noch auseinander stehenden Medullarwülsten.

Fig. 2. Desgl. mit schon vereinigten Medullarwülsten.

Fig. 3. Hemiembryo dexter, mit schon fast vollendeter Postgeneration des äusseren Keimblattes.

Fig. 4. Desgl., älter, aber mit geringerer Postgeneration.

Fig. 5. Hemiembryo sinister, noch älter, fast ohne Postgeneration.

Fig. 6. Hemiembryo anterior, bereits in Postgeneration begriffen.

Fig. 7. Hemiembryo anterior, älter. a Ventrale Seite. h Haftnapf. b Dorsale Seite. Die Postgeneration der Medullarwülste schon weit fortgeschritten.

Fig. 8. Dreiviertel-Embryo mit Asyntaxia medullaris (Roux). Die linke Kopfhälfte ist nicht entwickelt, der Ectoblast jedoch im Bereiche derselben bereits postgenerirt. U Offen gebliebener Theil des Urmundes.

Nr. **23**.

Ueber die Lagerung des Materiales des Medullarrohres im gefurchten Froschei[1].

1888.

Bericht der anatomischen Gesellschaft über die Versammlung zu Würzburg im Mai 1888, anatom. Anzeiger, Bd. 3, Nr. 23.

Mit 4 Textfiguren.

Inhalt.

Seite

Lage des Embryo im Ei . 523

Gastrulation:

Wanderung des Urmundes 525

Asyntaxia medullaris . 526

Ergebnisse des Anstichs der normal situirten Blastula 527

Verschiedenheit der Gastrulation bei den Wirbelthierclassen 534

Verschiedenheit der Materialsonderung während der Furchung bei den Wirbelthierclassen 535

Die Furchung der höheren Vertebraten leistet Arbeit der Gastrulation bei den niederen Classen 536

Verschiedenheit der Massen des „entwickelten" und „unentwickelten" Materiales der Blastula der Wirbelthierclassen 537

[1]) Diese Abhandlung hat in der Publication die Priorität vor der ihr vorangesetzten Nr. 22; doch sind beide gemeinsam auf Grund von Experimenten des Frühjahres 1887 entstanden. Dies ist auch die Veranlassung, dass in der vorgesetzten Abhandlung schon dieselben Erfahrungen über Gastrulation und Asyntaxia medullaris verwerthet werden.

[**697**] Meine Herren! Ich möchte kurz über einige Versuche berichten, die ich anstellte, um einen Einblick in die Massenverschiebungen zu gewinnen, welche bei der Gastrulation des Froscheies vor sich gehen, und um so einen Aufschluss darüber zu erhalten, welchen „Gegenden“ der „Morula“ resp. „Blastula“ das Material des Medullarrohres entstammt.

Der mit Hülfe der Pflüger'schen Zwangslage von mir angestellte Versuch (s. S. 347) an Froscheiern, welche in „normaler“ Weise mit ihrer schwarzen Hemisphäre nach oben, also mit der weissen Hemisphäre nach unten auf eine Glasschale aufgesetzt und durch ungenügende Quellung der Gallerthülle verhindert worden waren, die sonst während der Gastrulation stattfindende Drehung innerhalb ihrer Gallerthülle auszuführen, hatte in Uebereinstimmung mit einem anders gewonnenen Schlusse Pflüger's ergeben, dass die Medullarwülste normaler Weise nicht, wie bisher angenommen worden war (s. S. 524 Fig. 2), auf der oberen, schon von vornherein schwarzen Hälfte des Eies zur Anlage kommen, sondern dass, entsprechend Fig. 3, die Medullarwülste in „ganzer“ Länge „auf“ der „unteren“, ursprünglich weissen, erst während der Gastrulation schwarz gewordenen Eihälfte gebildet werden. Die Prüfung, ob diese Methode wirklich jede Drehung des ganzen Eies verhindert, ist jederzeit während des Versuches durch Umkehr oder Schiefstellung der Glasschale, an deren Boden das Ei mit seiner Hülle festhaftet, leicht anzustellen; und es kann daher ein Zweifel an der Sicherheit der Methode im einzelnen Falle nicht bestehen; wenn dagegen in einem Falle, durch zu starke Quellung der Gallerthülle, das Ei noch drehbar geblieben ist, dann dreht sich die Gastrula schon vor der Bildung der Medullarwülste derart, dass die Medullarwülste nach ihrer Anlage entweder nicht oder nur noch mit ihrem hinteren Ende auf der nach unten gewendeten Seite des Eies sichtbar sind.

Es war nun die Frage, von woher dieses Material der auf der Unterseite des Eies angelegten „Medullarplatte“ der Gastrula

[698]

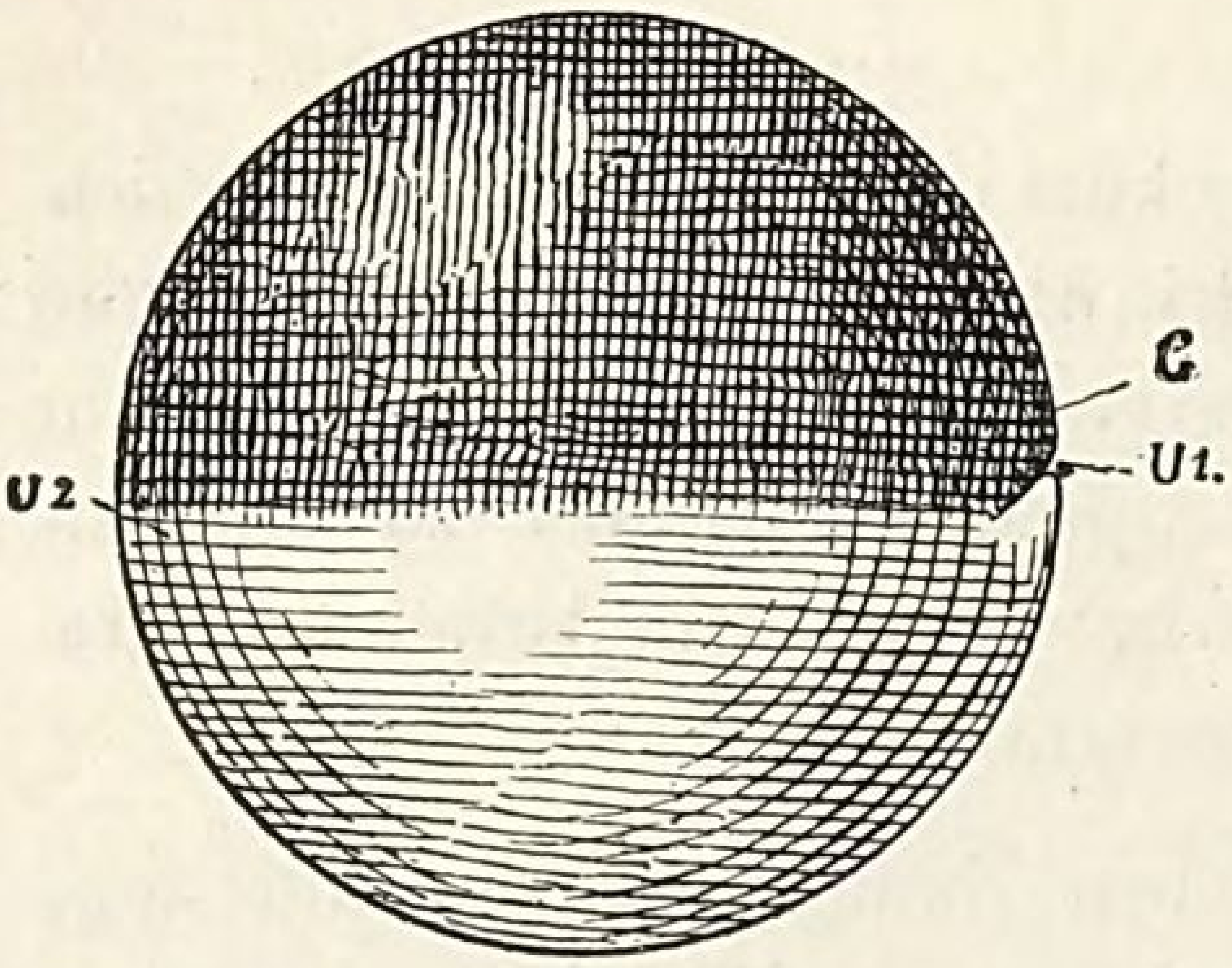


Fig. 1.

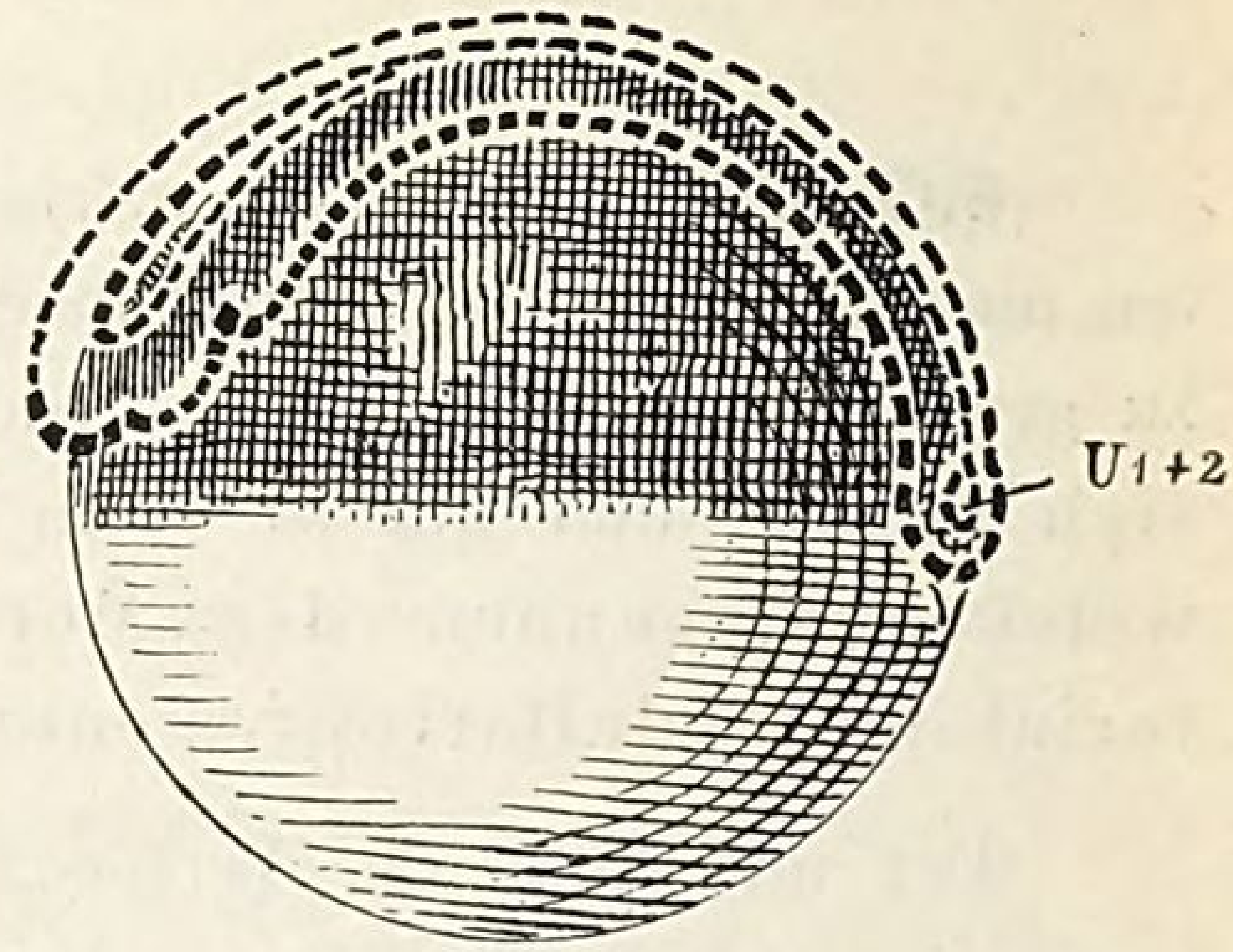


Fig. 2.

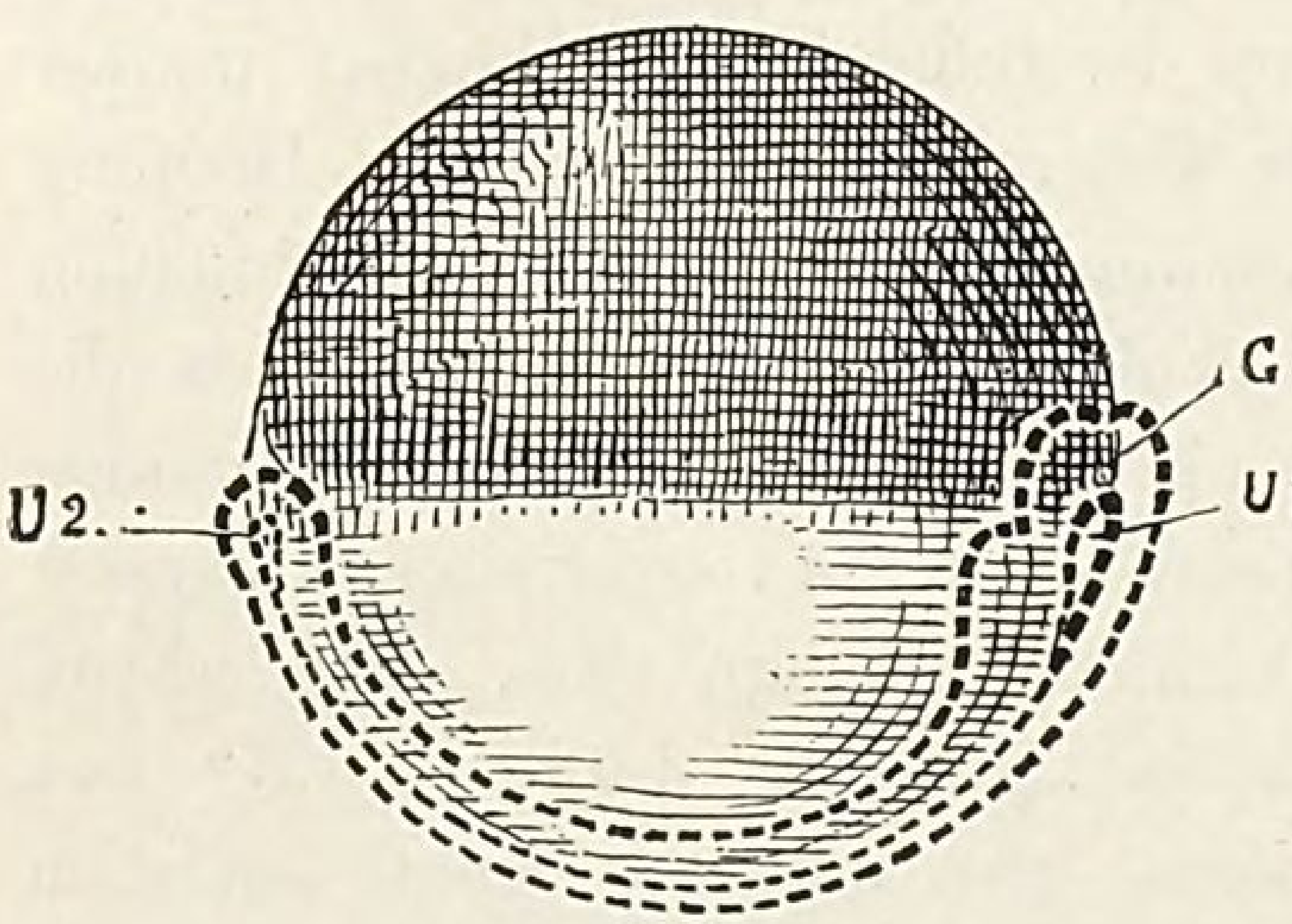


Fig. 3.

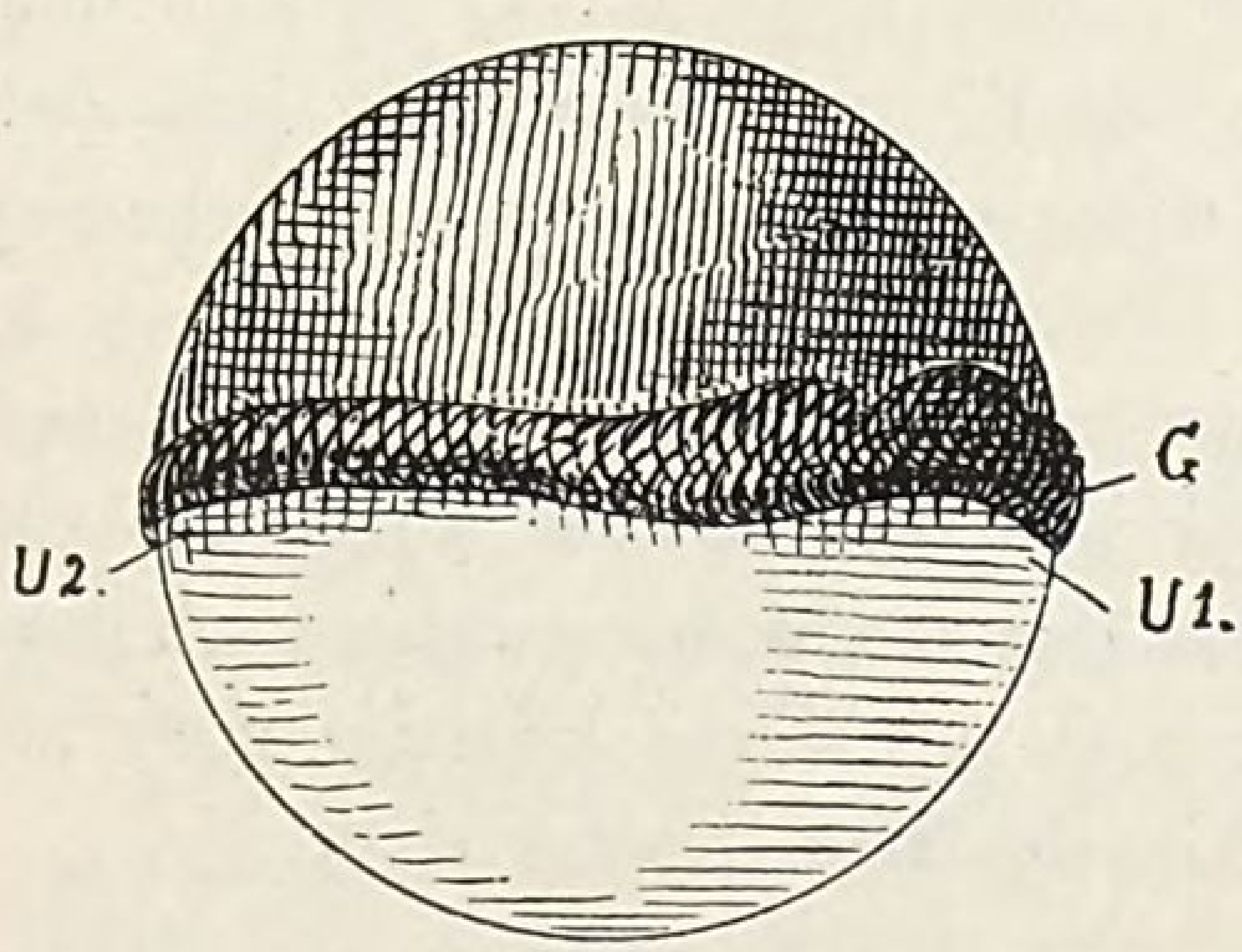


Fig. 4.

Figurenerklärung:

Schemata der Lage des Urmundes und der Medullarwülste des Frosches zur ursprünglich oberen schwarzen Hemisphäre des Eies. U[1] Stelle der ersten Anlage des Urmundes. U[2] Stelle des letzten Restes des Urmundes. G querer Gehirnwulst, resp. Stelle der Anlage desselben.

Fig. 1. Blastula im Beginne der Gastrulation.

Fig. 2. Aeltere Auffassung von der Lage der Medullarwülste.

Fig. 3. Wirkliche Lage der Medullarwülste.

Fig. 4. Lage des rechten Medullarwulstes bei Asyntaxia medullaris totalis (Roux) (die bei dieser Missbildung vorhandene Abplattung des Keimes als ausgeblieben gedacht).

[**699**] stamme[1]). Die ausführliche Schilderung, welche Oscar Hertwig in seiner Arbeit über die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere, 1881, S. 10, bezüglich der bei der Gastrulation des Tritoneies von oben her gegen den Urmund hin stattfindenden Materialverschiebung macht, schien vollkommen für die Erklärung der neuen Beobachtung auszureichen, sofern man nur nicht, gleich Hertwig, das Material sich am Urmundrande nach innen umschlagen, sondern an der Aussenfläche weiter über die Unterseite sich fortschieben liess. Damit würde zugleich auch die über die ganze Unterseite hin erfolgende, Fig. I von U^1 bis U^2 verlaufende, etwa 170° betragende Verschiebung des Urmundes ihre Erklärung finden.

Weiterhin schien damit zu stimmen, dass ich beim Anstechen des Aequators der Morula an der Stelle der künftigen ersten Urmundsanlage wiederholt einen circumscripten Defect in der Mitte des Medullarrohres erhielt. Ich hatte also Veranlassung, anzunehmen, das Material des künftigen Embryo sei in der Morula und Blastula derart vertheilt, dass das Material der Kopfhälfte des Embryo der oberen Eihälfte entspreche, dass also der virtuelle Embryo gleichsam senkrecht, mit dem Kopfende oben, in der Blastula stehe. Auf diese Weise glaubte ich zugleich eine Erklärung gefunden zu haben, welche von der bisherigen Auffassung, dass das ganze Material der Rückenhälfte ursprünglich oben sei, möglichst wenig, blos um die Hälfte, abwich (s. S. 185).

Die Versuche des nächsten Jahres aber belehrten mich schon, dass der circumscripte Defect in der Mitte des Medullarrohres kein „primäres" Bildungsphänomen ist, sondern dass er nur das vorletzte Phänomen eines Reparationsvorganges darstellt, dessen entwickelungsmechanische Erklärung ich unten (Seite 528) angedeutet habe.

Zugleich aber beobachtete ich, ohne dass ein Eingriff am Ei stattgefunden hatte, mehrfach eine typische Form von Missbildung, welche einen weiteren Aufschluss gewährte. Ich fand nämlich im Ganzen 10 Embryonen, bei welchen der Urmund sich nicht

[[1]) Pflüger hatte geschlossen, dass das Material des Medullarrohres aus der Substanz der weissen Hemisphäre stamme (s. seine Abh. II, S. 47).]

verengte, sondern die ganze weisse Unterseite des Eies noch sehen liess, während schon die Differenzirung der schwarzen Seite so weit vorgeschritten war, dass am Aequator des Eies neben dieser weissen Masse jederseits ein wohlausgebildeter Medullarwulst sich fand, der nur vorn und hinten mit dem der anderen Seite in Verbindung stand (Fig. IV). Die durchaus schwarze Oberseite liess dabei nach innen von den den Seitenrand bildenden Medullar- [**700**] wülsten die wohlgebildeten Urwirbelsegmente und die Haftnäpfe erkennen. Die Querschnitte durch diese Missbildung zeigen unter jedem der beiden Medullarwülste eine durch die halbe Anzahl der sie zusammensetzenden Zellen charakterisirte **Semichorda dorsalis** und lassen zugleich erkennen, dass der Entoblast fehlt. Diese Missbildung deutete ich so, dass in Folge des Fehlens des Entoblast das normale Herabwachsen der beiden seitlichen Hälften der Medullarplatte von dem Aequatorrand der Blastula her, und damit auch die Vereinigung dieser beiden Hälften in der Medianlinie auf der Unterseite ausgeblieben ist. Deshalb nannte ich diese Missbildung **Asyntaxia medullaris** (s. S. 443) von *ἀσυνταξία*, Nichtvereinigung)[1]) resp. **Anentoblastia** (Darmblattlosigkeit) (s. S. 442 u. Nr. 31, S. 269). Ich habe dieselbe in meiner Arbeit über die künstlich erzeugten halben Embryonen (s. S. 442 u. 447) bereits kurz beschrieben. Die Richtig-

1) O. Hertwig hat sich in der Deutung dieser Missbildung ganz an meine Auffassung, dass hier ein „Ausbleiben" der normalen Vereinigung der beiden seitlichen Medullaranlagen vorliegt, angeschlossen.

Gleichwohl bestrebt er sich, einen anderen Namen statt des obigen, das Wesen bezeichnenden dafür einzuführen, indem er in seinen Abhandlungen den älteren Namen „Spina bifida" darauf anwendet.

Das mit letzterem Ausdrucke von Alters her Benannte ist aber in verschiedene Missbildungen als: Rachischisis, Myelocele, Meningocele etc. zerlegt worden (s. v. Recklinghausen, Untersuchungen über Spina bifida, Berlin 1886, 170 S. 2 Taf.), von denen keine unserem Befunde des Ausbleibens der ventralen Vereinigung der Medullaranlagen entspricht.

Da die Asyntaxia medullaris bereits vor der Anlage der Wirbelsäule, der Columna spinalis, entsteht, wäre etwas richtiger als Spina bifida die Bezeichnung Medulla bifida; doch liegt, wie wir sahen, auch keine Spaltung vor, sodass auch das Beiwort bifida unzutreffend ist. Aus diesen Erwägungen habe ich den neuen bezeichnenden Namen Asyntaxia medullaris gebildet und glaube daher, dass er sich trotz der nicht mitgetheilten (wie es scheint auch nicht rein sachlichen) Gegengründe des genannten Autors einbürgern wird.

keit obiger Deutung wurde nun durch die diesjährigen Versuche, in welchen ich unter anderem auch diese Missbildung „künstlich“ erzeugte, bestätigt[1]).

In diesem Jahre verletzte ich die Morula und Blastula, nach gegen früher verbesserter Methode, zunächst in der Mitte der oberen Hälfte, also am schwarzen Pole des Eies. Nach der bisherigen Annahme der Autoren, dass das Rückenmark auf der oberen Hälfte des Eies angelegt werde, musste der eventuelle Defect, resp. die Narbe, alsdann in der Mitte der Länge des Medullarrohres sich finden, siehe Fig. 2. Es zeigte sich aber, wie ich nach dem Mitgetheilten nun schon mit Sicherheit erwartete, dass der Defect oder die Narbe ausnahmslos auf der Bauchseite, und zwar speciell blos auf dem Bauche des Embryo sich vorfand. Daraus geht also mit Sicherheit hervor, dass die mittleren Furchungskugeln der „schwazen oberen“ Hemisphäre, also des sogenannten animalen Poles, der Morula und Blastula die „Bauchgegend“ des Embryo aus sich hervorgehen lassen [s. S. 460 Anm. und Nr. 26, S. 32].

Weiterhin zerstörte ich die erste Anlage der Urmundslippe (Fig. 1 U[2]). Nach der älteren Auffassung hätte dann der Defect am hinteren Körperende sich finden müssen; es fand sich aber ein Bildungsdefect im queren Gehirnwulst, entsprechend Fig. 3 G. Es entspricht also die erste mediane Anlage der Urmundslippe dem queren Gehirnwulst des Embryo[2]).

Verletzte ich die Blastula oder die schon beginnende Gastrula

[1]) Diese Erzeugung geschah einmal durch Anstich, wie auf S. 701 und früher S. 162, 167 u. f. mitgetheilt ist, weiterhin aber auch durch Pressung der Eier vom Beginn der Entwickelung an bis zur Bildung der Medullarwülste zwischen senkrechten Platten, wobei eine Form entsteht, die ganz der Textfigur Nr. 4 (S. 524) entspricht (siehe Nr. 29 S. 607).

Dieser letztere Versuch beweist direct die Richtigkeit meiner Auffassung, dass das Material des späteren Medullarrohres an der Blastula ringförmig das Ei und zwar annähernd in der Aequatorgegend umgiebt; durch die starke Pressung wird das Herabwachsen verhindert.]

[2]) Da kleine Brennmarken rasch abgestossen oder resorbirt werden, müssen die Marken, welche bis nach Bildung der Medullarwülste bleiben sollen, etwas tief und gross sein. Meine Versuche sind daher, wie ich schon gelegentlich eines Vortrages von W. His auf der Naturforscherversammlung zu Nürnberg (1893) mittheilte,

seitlich am Aequator, so zeigte sich später ein Defect annähernd in der Mitte eines Medullarwulstes[1]).

Verletzte ich das Ei bei beginnender Gastrulation an der der Urmundsanlage gegenüberliegenden Stelle des Aequators, Fig. 1 U ^{2}, [**701**] so war ein Defect am caudalen Körperende die Folge, entsprechend Fig. 3 U ^{2}, während er nach der älteren Auffassung, siehe Fig. 2, hätte am Kopfende sich finden müssen.

Fand die Verletzung unten in der Mitte des weissen Poles statt, so war später äusserlich kein Defect wahrnehmbar. War die Verletzung mehr excentrisch auf der Unterfläche, so war mehr oder weniger ausgedehnte Asyntaxia medullaris die Folge; deren in vielen Fällen erfolgende nachträgliche Heilung öfter derart vor sich ging, dass die beiden Medullarwülste sich vorn und hinten einander näherten und mit einander verschmolzen, so dass vor der vollkommenen Vereinigung nur noch ein Loch in der „Mitte" des Medullarrohres vorhanden war. Dieselbe Bildung entsteht öfters auch, wenn man unmittelbar neben der ersten Urmundsanlage die weisse Hemisphäre in der Medianlinie (Fig. 1 unterhalb *U*[1]) angestochen hat; und so erklärt sich meine eingangs (S. 525) mitgetheilte frühere bezügliche Beobachtung nach dem Anstechen der Morula an der entsprechenden Stelle.

[Es ist ein gelegentlich beim Frosch vorkommender kleiner Anachronismus, dass die bilaterale Epibolie nicht, wie in der Norm rein in cephalocaudaler Richtung fortschreitet, sondern dass am caudalen Ende bereits Vereinigung der beiden seitlichen Theile stattfindet, wenn die Vereinigung von der cephalen Seite erst bis zur Mitte gelangt ist, alsdann sieht man bei genauer Verfolgung, dass der

nicht so fein, dass ich auf Grund des hier berichteten Befundes der Angabe dieses Forschers entgegentreten könnte, dass der quere Gehirnwulst nicht in der ersten Anlage der dorsalen Urmundslippe, sondern unmittelbar vor derselben liege und seinerseits selber nicht durch Concrescenz entstehe. Eben deshalb habe ich meine verschiedenen Marken um 90° auseinandergelegt, da es sich, wie die ganze Arbeit zeigt, in ihr nicht um ein feines Detail, sondern entsprechend dem seinerzeitigen Nichtwissen um die Hauptlagerungsverhältnisse handelte.]

[1) Dieselben Ergebnisse erhielt neuerdings am Ei von Siredon pisciformis D. Barfurth (Ueber die organbildenden Keimbezirke und künstlichen Missbildungen des Amphibieneies. Merkel-Bonnet's anat. Hefte 1893, S. 355—389).]

Blastoporus gegen Schluss desselben nicht hinten, sondern nahe der Mitte des Medullarrohres liegt. Vielleicht kommen solche zeitlich geringen, aber in ihren descriptiven Folgen sehr bedeutend scheinende Abweichungen bei anderen Thieren häufiger vor, und es beruhen darauf manche bezüglichen Differenzen der Autoren. (Vergl. S. 457 Anm. 2.) Nach Asyntaxia medullaris kommt, wie erwähnt, diese Art der Verschliessung oder Verengerung des Blastoporus häufiger vor.]

Durch diese Versuche ist wohl ausser Zweifel gestellt, dass die ältere Auffassung, welche noch jüngst von O. Schultze[1]) sehr entschieden vertreten worden ist, nicht richtig ist.

Wir haben uns vielmehr vorzustellen, dass das Material zur späteren Bildung der Medullarplatte jederseits durch seitliches Herabwachsen vom Aequatorrande aus auf die Unterseite des Eies geschoben wird, und dass diese von beiden Seiten her einander entgegenwachsenden Platten unten in der Medianebene miteinander verschmelzen. Diese Verschmelzung findet successive und zwar in cephalocaudaler Richtung statt. Auf diese Weise erklärt sich zugleich die in der gleichen Richtung erfolgende Wanderung des Urmundes um etwa 170° über die Unterfläche des Eies (Fig. 1 von U^1 nach U^2). Die Gastrulation des Froscheies vollzieht sich also wesentlich durch Ueberwachsung der weissen, unteren Hälfte des Eies von den beiden Seitenhälften des Aequators aus, also durch **„bilaterale Epibolie“** [s. S. 454 u. 183). Eine Einstülpung kommt dabei blos insoweit vor, als das Nahrungsdottermaterial der unteren Hälfte zugleich nach oben gegen das Dach der Furchungshöhle hinwandert oder verdrängt wird bis zur vollkommenen Berührung des Daches, also bis zum Schwunde der Furchungshöhle[2])[3]).

1) O. Schultze, Zur ersten Entwickelung des braunen Erdfrosches; in der Gratulationsschrift für A. von Kölliker, Leipzig 1887 und Biologisches Centralblatt 1887 Bd. 7, Nr. 19.

[2) Diese Auffassung von der Gastrulation und Concrescenz der Amphibien hat vielfache Zustimmung gefunden.

In dem Umstande, dass O. Hertwig sie später (NB. unter Berufung auf vorstehende Untersuchung) in populärer Weise dargestellt und illustrirt hat, haben einige andere descriptive Autoren Veranlassung gefunden, diese Auffassung ihm zuzuschreiben, so z. B. Charles Sedgwick Minot (Lehrb. d. Entwickelungsgesch. d. Menschen

Gut gefärbte Schnitte durch eine beginnende Gastrula zeigten mir dementsprechend auch die Mitosen in der Aequatorgegend,

1894 S. 168) und J. KOLLMANN (Spina bifida und der Canalis neurentericus, Verhandl. d. anat. Ges. 1893).

Ich habe mehrfach die Erfahrung gemacht, dass die Ergebnisse experimenteller Arbeiten von descriptiven Anatomen erst beachtet worden sind, nachdem und nur soweit als ein anderer descriptiver Forscher sie verwerthet hat; ein Zeichen davon, wie wenig die betreffenden Autoren über den Werth des Experimentes unterrichtet sind (s. S. 89). Auf dieser Verkennung beruht es weiterhin, dass sie Abhandlungen, die unter dem Namen Entwickelungsmechanik erscheinen, nicht für lesenswerth halten.

W. HIS, der schon seit lange die bezügliche Concrescenz für die Fische aufgestellt und vertreten hatte, hat sich gleichfalls meiner Auffassung von der Concrescenz bei den Amphibien angeschlossen (s. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1894, S. 326).

RICH. SEMON theilt mit (Die äussere Entwickelung des Ceratodus Forsteri, Abdr. aus SEMON, zool. Forschungsreisen in Australien etc. Jena. 1893, S. 83), dass seine Beobachtungen an Ceratodus für die Richtigkeit der Gastrulation durch „bilaterale Epibolie“ sprechen.

TH. MORGAN berichtet, nachdem er früher abweichende Resultate erhalten hatte, neuerdings (The Formation of the Embryo of the Frog, anat. Anz. 1894. Bd. IX, S. 697—705), dass er die hier von mir geschilderten Versuche mit wesentlich demselben Ergebniss nachgemacht hat.

F. KEIBEL dehnt die auf die bilaterale Epibolie sich stützende „Concrescenztheorie“ auch auf einen Säuger aus (Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines, in G. SCHWALBE's Morphol, Arb. Bd. III. 1893, S. 117).]

Doch fehlt es auch nicht an Gegnern (siehe Anm. 3).

[3) Diese Auffassung von dem geringen Antheil einer „Einstülpung“ an der Gastrulation findet sich bereits vor dieser Abhandlung in einem kritischen Referat von mir vertreten (s. biolog. Centralblatt 1887, Bd. VII, S. 425).

Uebrigens ist noch beizufügen, dass vielleicht der allererste, durch Umordnung und Umgestaltung von Zellen sich vollziehende Anfang der Urmundbildung (s. S. 342, Anm. 3) auch eine „Einstülpung“ darstellt; doch müsste um dies festzustellen, nachgewiesen werden, dass bei dieser Umordnung oberflächlich am Ei gelagerte Zellen in die Tiefe gelangen, was schwer zu ermitteln sein wird.

In einem im gleichen Jahre (1888) erschienenen Referate sage ich weiterhin über den Vorgang der hier oben kurz geschilderten Gastrulation durch bilaterale Epibolie folgendes (biolog. Centralbl. Bd. 8, S. 410):

„Die oben (S. 346) geschilderte Thatsache, dass der Urmund von seiner Anlagestelle aus über die ganze Unterseite des Eies wandert und die dabei stattfindenden Formänderungen desselben sind nach dem Resultate der Anstechversuche so aufzufassen, dass nach der ersten Anlage des Urmundes die beiden Seitenschenkel seines Saumes von den Seiten her, zunächst neben der Anlagestelle bis zur Berührung und sofortigen Verschmelzung einander entgegen wachsen; und es ist zu schliessen, dass dies auch weiterhin in cephalocaudaler Richtung vor sich geht, abgesehen von einer späteren selbstständigen, aber nicht sehr ausgedehnten Verschmelzung beider Seitenlippen am „hintern“ Ende“.

also der GÖTTE'schen Randzone, am häufigsten, immer 2—3 in jedem Schnitt; während auf der schwarzen Hemisphäre blos auf jede 8. bis

O. SCHULTZE vertritt dagegen eine andere Auffassung, die nebst meiner Entgegnung hier Platz finden möge (loco cit. S. 411 u. f.):

SCHULTZE handelt nur von zwanglos aufgestellten Eiern und sagt: „„Die von dem dunklen Eiabschnitt ausgehende, in allen Meridianen nach unten erfolgende Zellverschiebung findet etwas unterhalb der zur Zeit der Entstehung des Urmundes höchst gelegenen Stelle der hellen Hemisphäre, d. i. dicht unter dem Aequator zuerst Widerstand (BORN), weshalb sich hier die Wachsthumsrichtung in eine anfangs radiär nach innen gerichtete umändert. Von diesem Augenblicke an werden an der dorsalen Innenfläche oberhalb des Urmundes die Dotterzellen nach aufwärts verschoben, und wird hierdurch naturgemäss der Schwerpunct des Eies nach dem spätern Rücken hin verlagert. Da das Ei in den Hüllen beweglich ist, muss sich demgemäss der Urmund senken, und beginnt nun das Ei seine erste Rotation um eine Horizontalaxe, welche senkrecht auf der Medianebene steht. Diese dauert entsprechend der nach aufwärts gerichteten, zunehmenden Verschiebung der Dotterzellen fort, bis dieselben in dem höchsten Punct der Eikugel angelangt sind. Nunmehr tritt zugleich mit der Erweiterung des Urdarms ein Abwärtssinken der Dotterzellen, die mittlerweile in der Gegend des spätern Kopfes angelangt sind, an der dem Urmund gegenüberliegenden Innenfläche ein; und die natürliche Folge dieser stets symmetrisch zur Medianebene erfolgenden Zellverschiebung ist, dass das Ei nunmehr in demselben Bogen, in welchem es vorher unter Senkung des Urmunds rotirte, um eine gleiche Horizontalaxe in rückläufiger Drehung unter dem Einfluss der Schwere sich bewegt.““

Dazu bemerkte ich:

„Bei diesem Nachweis bleibt nach meiner Meinung noch Folgendes zu fragen: Woher weiss der Autor, dass die Zellen an der Stelle der ersten Urmundsanlage einen derartigen Widerstand finden (denn BORN hat diese Ansicht blos als Vermuthung geäussert und einen Beweis nicht erbracht), dass zufolge dessen sich hier die Wachsthumsrichtung in eine nach innen gerichtete umändert? [s. S. 342 Anm. 2]. Meint er, dass dieses Wachsthum nach innen keine Widerstände zu überwinden habe? Woher weiss er, dass der Urmund blos deshalb sich senkt, weil die Dotterzellen nach oben treten und dass diese Senkung durch eine Drehung des Eies bedingt ist? Woher weiss S., dass nicht entsprechend meiner Annahme der Vorgang eher der umgekehrte ist, dass im Gegentheil eine mechanische Tendenz zur „Aufwärtsdrehung“ auf diese Seite vorhanden ist, weil die protoplasmatischen, also specifisch leichteren Zellen zuerst auf dieser Seite (am ruhend gedachten Ei) „herabwachsen“ (statt durch Drehung des ganzen Eies nach unten zu kommen), dass aber dieser Drehungstendenz durch die eine Strecke weit in die Höhe wandernden, specifisch schwereren Dotterzellen anfangs mehr oder weniger vollkommen das Gleichgewicht gehalten wird? Woher weiss S., dass die spätere direct nachgewiesene, seiner angeblich vorausgegangenen, aber nicht thatsächlich festgestellten, entgegengesetzt gerichtete Drehung durch ein Herabsinken dieser vordern Dotterzellen, und nicht, wie nach PFLÜGER's und meinen Thatsachen zu schliessen ist, durch (active oder passive?) Aufwärts-Verlagerung der hintern grössern Dotterzellmasse bei der Ausweitung der Urdarmhöhle bedingt ist? Woher weiss S. ferner dasjenige, was die Grundlage seiner Anschauung bildet, dass der untere Saum des Urmundes immer dieselbe Lage zur Hauptmasse des Eies einnimmt,

11. Zelle eine Kerntheilungsfigur kam und in der unteren weissen Hälfte noch nicht in jedem Schnitte eine einzige auffindbar war (vergl. Anmerkung [1]) auf S. 533).

und dass nicht im Gegentheil, wie Pflüger angenommen hat und ich oben dargethan habe, der Urmund sich stetig gegen die Hauptmasse des Eies verschiebt? Alle diese Alternativen hätte S. durch beweisende Beobachtungen oder durch zwingende Schlüsse aus solchen in seinem Sinn zur Entscheidung bringen müssen. Dies ist aber in keinem Falle versucht worden."

„S. hätte meiner Meinung nach die drei Beobachtungen: dass beim zwanglos aufgesetzten Froschei der Urmund sich zunächst um 80° senkt, dann um 90° sich in rückläufiger Bewegung wieder hebt, und dass beim Beginne der Gastrulation eine relativ kleine Gruppe von Dotterzellen auf der Seite der Urmundsanlage sich über das Niveau des Bodens der Furchungshöhle erhebt (Stricker), voranstellen und danach unbefangen prüfen müssen, zu welcher Auffassung sie zwingen; dabei würde es ihm wohl nicht haben entgehen können, dass seine Deutung nicht die einzig mögliche ist, sondern dass die soeben von mir kurz angedeutete, meist entgegengesetzte Auffassung ebenfalls möglich ist. Letztere hat aber den Vorzug, dass sie alle Thatsachen, auch die von Pflüger und mir angegebenen erklärt, während die seinige diese Thatsachen negiert."

S. hat sich durch diese Einwendungen nicht beeinflussen lassen, sondern hat in einer weiteren Abhandlung („Ueber die Entwickelung der Medullarplatte des Froscheies". Zeitschr. f. wiss. Zool. 1882, Bd. 47) seine frühere Auffassung auf's Neue vertreten; wogegen ich (im Jahresber. von Hofmann-Schwalbe, anat. Abth. 1889, S. 610) folgende weiteren Einwendungen gemacht habe: „Dem gegenüber, dass S. die von mir constatirte Verschiebung des Urmundes des Frosches gegen die weisse Hemisphäre des Eies (um etwa 170°) als ganz irrthümlich bezeichnet, ist daran zu erinnern, dass S. selber bereits eine Verschiebung von 105° beobachtet hat. Dazu kommt noch bei der Streckung der ersten Anlage der Medullarwülste, welche S. dabei nicht berücksichtigt hat, eine Verschiebung des Urmundes von etwa 25° nach hinten, wonach dann die Angabe S.'s blos noch 40° von meinen abweichen. Auch für diese geringe Differenz findet sich in meinen Arbeiten bereits die Erklärung."

„S. beobachtete ferner ein Feststehen oder nur geringes Verschieben des Urmundes gegen kleine abnorme Prominenzen der schwarzen Hemisphäre des Eies und schliesst daraus, dass der Urmund gegen die „*Hauptmasse* des Eies" feststeht, obschon er dies nur gegen die *oberflächlichste* Zelllage dieses sich stark verändernden Eitheiles wahrgenommen hat; während ich mit dickeren, durch mehrere Zelllagen hindurchgehenden, also wohl relativ festeren Marken arbeitete. Uebrigens lassen sich auch viele Beobachtungen S.'s mit den meinen in Einklang bringen, widersprechen ihnen also nicht."

„Ausserdem glaubt S. die Resultate von meinen Versuchen, in denen ich die Eier einen Tag länger, als es von selber geschieht, in ihrer anfänglichen senkrechten Einstellung erhalten hatte (S. 347) als pathologisch ganz für die Beurtheilung des normalen Geschehens verwerfen zu müssen, obgleich dabei die Entwickelung ohne Verzögerung unter vollkommen den normalen Formenbildungen und unter Entstehung normaler Embryonen blos mit anderer Lage zur Erdaxe sich vollzog. S. ist daher genöthigt anzunehmen, ein so geringer, auf

[**702**] Diese Auffassung der Gastrulation des Froscheies steht keineswegs isolirt da, sondern es liegen im Gegentheil Beobachtungen

die ganze Eioberfläche gleichmässig vertheilter, auf das schon kleingefurchte Ei wirkender Zwang veranlasse, dass das Medullarrohr, statt wie nach S., normaler Weise auf der oberen, nun pathologischer Weise auf der unteren Hemisphäre des Eies angelegt werde. Da ich ferner nach Anstich der Mitte der oberen Hälfte der Blastula den dadurch hervorgebrachten kleinen und scharf umgrenzten Defect auf dem Bauche des Embryo fand, so müsste durch diesen localen Eingriff wiederum die Medullarrohrbildung von ihrer angeblich normalen Stelle nach der entgegengesetzten Seite des Eies vertrieben worden seien. Mit gleichem Rechte oder besser Unrechte wäre anzunehmen, dass S.'s Eier Abnormitäten darstellten, welche keinen Rückschluss auf das Normale gestatteten; denn sie zeigten anormale Bildungen gerade im Ectoblast, um den es sich handelt, und mehrere Eier entwickelten sich nicht weiter. Schliesslich ist von Bedeutung, dass die von S. verwendete Methode der Verwerthung zufälliger Pigmentanhäufungen an der Oberfläche von mir selber herrührt und mir dasselbe Ergebniss lieferte (s. S. 114), wie ihm; dass aber später von mir, nachdem ich die Fehlerquellen der Methode [das Verschwinden solcher Flecke und die gleichzeitige Bildung neuer Flecke, sowie die Pigmentwanderung auf dem Ei] erkannt hatte, das mit ihr gewonnene Resultat als unrichtig verworfen wurde."

Jüngst hat Basilius Lwoff (Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesorderms bei den Wirbelthieren. Moskau 1894.) über die Gastrulation der Amphibien gehandelt und gegen die von mir ermittelten Thatsachen weitläufig polemisirt. Es ist ihm jedoch unbekannt, dass ich die Wanderung der dorsalen Urmundslippe nicht erdeutet, sondern beobachtet habe, dass ich bei zwischen senkrechten Platten gepressten Eiern vollkommene Asyntaxia medullaris erhielt (s. Nr. 29, S. 607), dass die von ihm auf Seite 525 vermisste Aufklärung sich auf Seite 528 findet, dass meine Marken durch mehrere Zelllagen tiefdringend waren, dass bei beginnender Gastrulation an den Seiten noch die Lagerungsverhältnisse der Blastula vorhanden sind, dass ich das Material des Medullarrohres nicht blos in die jeweiligen Urmundslippen verlege, mit der Verschmelzung der Urmundslippen nicht die (NB. dorsale) Verschmelzung der Medullarwülste geschehen lasse (über welche Verschmelzung er mir eine nicht von mir geäusserte Ansicht unterstellt), dass nur bei heilender Asyntaxia medullaris die Schliessung des Blastoporus mit der (NB. ventralen) Vereinigung der Medullarwülste zusammenfällt. Zu seiner Aufklärung sei noch bemerkt, was allerdings aus meinen früheren Mittheilungen schon hervorgeht, dass ich schliesse, dass der quere Gehirnwulst zum Theil aus demjenigen Material der Blastula oder beginnenden Gastrula entsteht, in welchem diejenige Marke gemacht war, welche sich später in diesem Wulst liegend zeigt, und dass manches dieser Materialien festliegt, z. B. des queren Gehirnwulst oder des oberen Pol, während die seitlich am Aequator angebrachten Marken und ihre Umgebung sich verschieben. Die „Verbesserung" meiner Methode gegen die in Nr. 18 berichteten ersten Orientirungsversuche an der Blastula und Gastrula bestand in besserer Erhaltung der Eier in Zwangslage während der Operation (nach S. 347 Anm.), in genauerer Ausführung der Operation und in baldiger und wiederholter Controlle des unmittelbaren Effectes derselben (s. S. 171 Anm. u. Nr. 31).]

1) Aus diesen Beobachtungen ergiebt sich also, wie schon S. 348 angegeben,

vor, welche auf ein gleiches Geschehen bei der Gastrulation von Fischen hindeuten. So hat z. B. His schon im Jahre 1874 in seiner Schrift „Ueber unsere Körperform" und weiterhin 1876 auf Grund seiner Beobachtungen am Salmenkeim folgende Schlussfolgerung über die Anlage des Rumpfes ausgesprochen: „Die Masse, aus welcher die Rumpfanlage hervorgeht, ist im Randwulst der Keimscheibe aufgespeichert; und sie gelangt dadurch an ihren Ort, dass jeweilen die dem hinteren Ende des bereits abgegliederten Embryo zunächst liegenden Strecken an diesen sich heranschieben und ihn nach rückwärts verlängern. Ist der Dotter bis auf einen kleinen Rest umwachsen, so ist vom Randwulste nur noch ein kleiner das hintere Körperende bildender Ring übrig, dessen Hälften schliesslich gleichfalls sich verbinden."

Diese Angabe über die Bildung eines Knochenfischembryo steht, wie man sieht, durchaus in Uebereinstimmung mit den Folgerungen, die aus meinen Versuchen am Froschei sich ergeben haben. Und desgleichen hat auch Rauber im Jahre 1880 eine von ihm, allerdings wenig gut, als „Dehiscenz" der Embryonalanlage bezeichnete Missbildung von Fischembryonen beschrieben, welche einem unvollkommenen Grade meiner „Asyntaxia medullaris" zu entsprechen scheint.

Wir können daher den Satz aufstellen: Die schwarze, am Eiäquator angelegte Urmundslippe des Froscheies entspricht dem Randwulste der Knochenfische. Das Material für die Me-

dass die **Eiaxe des befruchteten Eies** bei „normaler Einstellung des Eies in ihrer Richtung **vom schwarzen zum weissen Pol der ventridorsalen Richtung des „reellen"** sichtbaren **Embryo entspricht.** Danach entspricht weiterhin die **„Befruchtungsseite"** des Eies (s. S. 355) **der caudalen, die gegenüberliegende Seite des Eies (des „höherstehenden Weissen") der cephalen Seite des „reellen" Embryo.** Der „virtuelle" Embryo dagegen ist als aus zwei, mit ihrer „Dorsalseite" um 180° von einander getrennten und damit den Aequator der Blastula einnehmenden, „bauchwärts" aber vereinigten und „oben" am Ei gelegenen Hälften gebildet vorzustellen (s. Fig. 4, S. 524); die Lage seiner caudalen und cephalen Seite dagegen entspricht wesentlich der Lage derselben Seite des reellen Embryo, da das Herabwachsen über die untere Eihälfte nicht, wie ich früher nach O. Hertwig annahm, wesentlich in cephalocaudaler Richtung, sondern wesentlich von beiden lateralen Seiten her erfolgt.

dullarplatte des Froscheies liegt „in“, und wohl noch aufwärts „neben“ dem „ganzen“, das Ei „rings“ umziehenden Umschlagsrande des Epiblast in den Hypoblast.

Die Abweichung bei den Elasmobranchiern lässt sich von diesem Verhalten ableiten, wenn man sich vorstellt, dass das Plus an Nahrungsdotter dieser Eier in der Mitte des caudalen Theiles des Ringes der Randzone angehäuft worden sei, dass damit der Ring des Bildungsmateriales hinten in der Mitte gesprengt und das Bildungsmaterial jederseits längs der Randzone nach der Kopfhälfte hin verschoben worden sei.

Das Verhalten der Amnioten ergiebt sich durch eine Steigerung wesentlich derselben Verhältnisse bis zur fast vollkommenen Zusammenlagerung des rechten und linken Schenkels dieses Bildungsmaterials zur Berührung beider Theile in der künftigen Medianebene.

Für die placentalen Säuger ist blos die Besonderheit an-
[**703**] zunehmen, dass diese Anordnung, nachdem sie einmal von den Reptilien erworben und dann auf die niederen Säuger übergegangen war, geblieben ist, obgleich die ursprüngliche Veranlassung, die grosse Anhäufung von Nahrungsdotter wieder geschwunden war.

Diese Vorstellungen sind jedoch blos anschauliche Hülfsvorstellungen und sollen und können durchaus nicht den „phylogenetischen Entwickelungsmechanismus“ bezeichnen, welcher nothwendigerweise ein ganz anderer gewesen sein muss. Bezüglich desselben ist vielmehr zu denken, dass die grosse Anhäufung von Nahrungsdotter andere ontogenetische Mechanismen nötig machte, welche an die Stelle der unmöglich gewordenen Herüberschiebung der beiden lateralen Hälften der Medullarplatte über die grosse Nahrungsdottermasse, bis zur gegenseitigen Berührung der Hälften, eine andere Ordnung des Bildungsdotters, sowie des Kernmaterials, während der Furchung setzten. Diese Mechanismen können wir uns nach Darwin als durch lang fortgesetzte Selbstauslese von kleinen zufällig in dieser Richtung liegenden Abweichungen der Bildungsmechanismen

gezüchtet denken, und zwar natürlich als zweimal, für Elasmobranchier und Reptilien gesondert, erworben.

Das Wesentliche dieser neuen Mechanismen besteht darin, dass sie das Keimmaterial „schon während der Furchung“ derart ordnen, dass z. B. bei den „Amnioten“ das Material der beiden Antimeren der Medullarplatte schon von vornherein unmittelbar nebeneinander gelagert wird und nicht erst durch die Gastrulation zusammengeführt zu werden braucht.

Wir sehen also, dass das, was bei den Fischen (mit Ausnahme der Elasmobranchier) und wohl auch beim Amphioxus, sowie bei den Amphibien in Bezug auf die Materiallagerung die „Gastrulation“ zugleich mit der Bildung der Keimblätter leistet, bei den anderen Vertebraten grossentheils schon während der Furchung hergestellt wird, womit ein Theil der Function der Gastrulation überflüssig geworden ist und die Gastrulation selber nunmehr entsprechende Vereinfachung erfahren konnte.

[Kurz gefasst können wir sagen:

Die „Furchung“ der höheren Vertebraten leistet in Bezug auf die Materiallagerung bereits Arbeit, welche bei den niederen Vertebraten erst durch die „Gastrulation“ geleistet wird.]

Da ferner nach der hochgradigen Verminderung des Nahrungsdotters *bei den Placentalen* dieser Bildungsmodus natürlich erst recht ausreichte, so war keine Veranlassung, ja keine Möglichkeit vorhanden, nachträglich durch Auslese einen anderen, etwa wieder dem früheren gleichen, Mechanismus zu züchten; im Gegentheil *wurden noch einige weitere Vereinfachungen der Gastrulation möglich.*

Noch wichtiger als die „formalen“ Verschiedenheiten der Furchung: als äquale und inäquale, totale und partielle Furchung, sind somit für die typisch verschiedene Anordnung des Keim- [**704**] materiales in Bezug auf die spätere Organisation bei den verschiedenen Wirbelthierclassen resp. Ordnungen die qualitativen Verschiedenheiten der Materialscheidung, welche

bei jeder einzelnen Furchung vor sich geht. Nur bei der „normalen“ ersten Theilung findet vielleicht bei allen Klassen dieselbe Materialscheidung, nämlich die qualitativ gleiche Theilung, die Scheidung des Materiales der beiden Antimeren, statt.

Bei dem Ueberblick über die Materiallagerung im **Blastula-Stadium** der Wirbelthiere springt zugleich ein anderes Verhalten in die Augen, nämlich der bei den „niederen“ Klassen relativ grosse, ja bedeutend überwiegende Antheil, den das Material der künftigen „Bauchwandung“ des Embryo im Verhältniss zu dem Bildungsmateriale des ganzen übrigen Körpers ausmacht; während dieser *Antheil des „Bauchmateriales“ bei den „höheren“ Wirbelclassen auf dem der Blastula entsprechenden Entwickelungsstadium ein immer geringerer wird unter gleichzeitiger Zunahme des Materiales für die „dorsale Hälfte“ des Embryo.*

Dies Verhalten ist meiner Meinung nach so zu verstehen, dass bei den niederen, der Gastraea näher stehenden Klassen das Material der Bauchwandung“ auf der Blastulastufe schon viel „weiter entwickelt“ ist als das Material der medullaren Hälfte des Embryo, welches vielmehr nur erst als unentwickeltes Material in der Uebergangszone des Epiblast in den Entoblast aufgespeichert ist.

So stellt die Froschblastula in ihrem überwiegenden Antheile bereits ziemlich weit entwickeltes Material des Ecto- und Entoblast der Bauchwandung des Embryo dar; während später aus dem kleineren, in und neben dem Ring der Randzone gelegenen Materiale, wenn auch unter Aufzehrung des dem Entoblast eingelagerten Dotters, der ganze übrige Embryo hervorgeht. Auch bei den Elasmobranchiern liefert der überwiegende Antheil der Keimscheibe blos Material der Bauchwandung.

Bei den „Amnioten“ findet jedoch nur ein, je höher um so kleinerer, „Randtheil“ der Keimscheibe zur Bauchwandung, und zwar ausnahmslos zum vorderen, kopfwärts gewendeten Theile der Bauchwandung Verwendung. Also bei den höheren

Klassen ist auf der „Blastulastufe" das Material der Bauchwandung mehr erst „*implicite*" d. h. noch weniger entwickelt vorhanden, während das „dorsale" Material schon mehr „*explicite*" (s. S. 401) sich vorfindet, als bei den niederen Klassen.

Diese Unterscheidung von mehr und weniger entwickeltem Materiale der verschiedenen Theile des Eies einer und derselben Entwickelungsstufe, also früherer und späterer Entwickelung der Theile erweist sich bei gebührender Würdigung auch bei der Beurtheilung manches anderen auffallenden quantitativen Verhaltens, z. B. der relativen Grösse der Primitivrinne, als nützlich.

Nr. 24.

Ueber die Entwickelung des Extraovates der Froscheier.

1889.

Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur.

Wanderversammlung zu Kattowitz am 29. und 30. Juni 1889.

[**1**] Sticht man ein Froschei, welches sich bereits gefurcht und bis zur Blastulastufe entwickelt hat, mit einer behufs Desinfection unmittelbar vorher erhitzten Nadel an, so tritt eine mehr oder weniger grosse Anzahl von Zellen aus dem Ei aus, sammelt sich in der Gallerthülle zu einem Körper von pilzförmiger Gestalt an und lebt noch eine Zeit lang weiter. Interessant ist, dass die ausgetretene Eisubstanz, das Extraovat, nicht gleichmässig aus Zellen besteht, sondern dass es gewöhnlich eine mehr oder weniger dicke Rinde von blos aus Dotter gebildeter Substanz besitzt. Der braune Farbstoff ist im Extraovat unregelmässig vertheilt.

Einige Tage nach der Operation findet man das Extraovat oft noch in seiner ursprünglichen Farbe erhalten, also nicht verfärbt, sondern wohl noch lebend. Auf dem Durchschnitt trifft man noch die anfängliche Unordnung in der Lagerung der verschiedenen Bestandtheile: des gefärbten und ungefärbten Dotters, sowie der Zellkerne. Zellgrenzen sind meist nicht wahrnehmbar. Die Zellkerne dagegen sind kleiner und enthalten mehr Chromatin, d. h. sie färben sich intensiver als die Kerne der Blastula zur Zeit der Operation. Es hat also eine Vermehrung und qualitative Weiterentwickelung der Zellkerne, aber keine Ordnung derselben und des Dotters um dieselben stattgefunden.

Operirt man dagegen das Froschei kurze Zeit nach der Befruchtung: nach der Bildung der ersten Furche, so entwickelt sich das Extraovat meist nicht; und das Gleiche gilt oft auch für die angestochene Eihälfte. Ein Zellkern ist in diesen Fällen im Extraovat nicht nachweisbar. In wenigen Fällen findet jedoch eine Entwickelung statt. Das Extraovat wird in anfangs wenige Zellen mit deutlichen Grenzen zerlegt. Das vorher unregelmässig vertheilte Pigment ist jetzt in der Peripherie der Zellen, besonders an der freien Seite der oberflächlich gelegenen Zellen angeordnet. Danach finden weitere Zelltheilungen statt. Das höchst entwickelte Extraovat bietet sogar eine Entwickelungsstufe dar, die der [**2**] Gastrula in den wesentlichsten Puncten entspricht. Es sind zwei deutlich durch einen glatten, continuirlich über viele Zellen weglaufenden Contour geschiedene Schichten gebildet, von denen die äussere, dem Ectoblast entsprechende, oberflächlich aus einer einfachen Lage stark pigmentirter Plattenepithelien besteht, unter welcher unregelmässig gestaltete, aber dicht zusammen gedrängte kleinere Zellen in ein- bis dreifacher Zahl sich finden und mit ihrer innersten Lage den erwähnten glatten Abgrenzungscontour bilden. An der einen Seite zieht sich der glatte äussere Oberflächencontour im Bogen in die das Innere bildende Zellenmasse hinein; und der so gebildete, der Anlage der Urdarmhöhle entsprechende Spaltraum ist von grösseren dotterreicheren Zellen begrenzt. An einer Stelle zeigen sogar an diesem Uebergangsrande des äusseren in das innere Blatt die Zellen des Ectoblast eine Anordnung, welche deutlich an die Verhältnisse bei der Bildung der Medullaranlage der Hemiembryones laterales erinnert [Genaueres siehe S. 798].

Es zeigt sich also, dass Extraovate, in welche nur ein einziger Kern, und zwar die Hälfte oder ein Viertel des Furchungskernes übergetreten ist, in hohem Maasse und in einer an normale Bildung erinnernden Weise entwickelungsfähig sind[1]).

[1]) Weiteres über die Entwickelung des Extraovates siehe in der schönen Arbeit D. Barfurth's: Experimentelle Untersuchung über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Merkel-Bonnet's anatom. Hefte 1893. Heft 9. S. 311—354.]

Nr. 25.

Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo.

Nr. VI. Ueber die „morphologische Polarisation“ von Eiern und Embryonen durch den electrischen Strom

sowie

Ueber die Wirkung des electrischen Stromes auf die Richtung der ersten Theilung des Eies[1]).

1891.

Aus dem k. k. anatomischen Institute zu Innsbruck.

Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathem.-naturw. Classe; Bd. CI. Abth. III.

Vorgelegt in der Sitzung vom 17. Dezember 1891.

Mit Tafel VIII—X.

Inhalt.

A. Morphologisch polarisirende Wirkung des electrischen Stromes auf „lebende“ Objecte.

I. Abschnitt. Seite

1. Polarisirende Wirkung des Wechselstromes auf Eier von Rana fusca: . 545
 auf ein parallel contourirtes Band von Laich 546
 auf eine runde Scheibe von Laich 549
 bei wechselnder Durchströmungsrichtung 551
 auf schwimmende Eier 552
 auf unbefruchtete Eier 552
 auf mechanisch insultirte Eier 552
 auf getheilte Eier: Morula, Blastula und Gastrula 552

[1]) Unter „morphologischer Polarisation“ sind im Folgenden die von mir beobachteten polar localisirten, sichtbaren, bleibenden eigenartigen Veränderungen lebender Objecte (aus dem Stamm der Wirbelthiere) bei intraelectrolytärer electrischer Durchströmung verstanden (s. S. 545 Anm. 1).

Der erstere Theil des Haupttitels hätte daher auch umgekehrt lauten können: Ueber polar localisirte, eigenartige, bleibende sichtbare Reactionen von Eiern und Embryonen auf den electrischen Strom bei intraelectrolytärer Durchströmung.]

Seite

2. Polarisirende Wirkung eines „**Gleichstromes**“ auf Froscheier . . . 554
3. *Wirkt der „Wechselstrom“ auf die Richtung der ersten Eitheilung?* 556
 beim Durchströmen 556, beim Umströmen 557

II. Abschnitt.

1. Weitere polarisirende Wirkung des **Wechselstromes** auf Eier von Rana fusca:
 auf Eierstockseier 558
 auf trocken gehaltene Eier 558, auf in Salzlösung gelegene Eier . . 559
 bei wechselnder Durchströmungsrichtung 560
 Wirkung sehr schwachen Stromes 560, verschiedener Stromdauer . . 561
 Grösse der Polfeder 561
 Verhalten deformirter Eier 562
 Veränderungen der Eier nach der Durchströmung 562
 Dauer der Polarisationsfähigkeit 562
 Aufhebung derselben durch Erwärmung 563
 Wirkung auf „Embryonen“ von Rana fusca 563
 Einfluss der Differenz des Leitungsvermögens von Ei und Electrolyt 567
2. Weitere polarisirende Wirkung des **Gleichstromes**:
 auf Froscheier und Embryonen 569
3. *Wirkt der „Gleichstrom“ auf die Richtung der ersten Eitheilung?* 571
4. Polarisirende Wirkung des **Wechselstromes** auf Organe des erwachsenen Frosches 572
 auf die Gallenblase 572
 auf das Froschherz 574
 auf andere Organe 575

III. Abschnitt: Weitere polarisirende Wirkungen auf lebende Objecte.

Einleitung: . 576
 Erläuterung von Terminis technicis 579
Wirkung des **Wechselstromes** auf:
 Aethalium septicum 582
 Hydra fusca . 583
Wirkung auf **Rana esculenta**:
1. *Wirkt der „Wechselstrom“ auf die Besamungsrichtung?* . . 583
 auf die Copulationsrichtung? 584
2. Polarisirende Wirkung sehr schwachen Stromes auf das Ei 585
3. Polarisirende Wirkung auf Eierstockseier 586, auf reife Eier 586
 auf deformirte Eier 588, auf Extraovate 589
 auf einander sehr nahe Eier 590
4. Polarisirende Wirkung auf in Zellen getheilte Eier 591
 a) *Specialpolarisation* 591
 b) *Generalpolarisation* 595
5. Polarisirende Wirkung auf Embryonen 597

Seite

6. Einfluss der Wärme auf die Polarisationsfähigkeit 600
Einfluss der Carbolsäure auf die Reactionsfähigkeit ungetheilter Eier 601
7. Prüfung des Leitungsvermögens der Eier 601
8. Polarisation bei Ablenkung der Stromfäden 602
Wirkung auf von Metall umschlossene Eier 602
Wirkung auf von Dielectricis umschlossene Eier 603
Wirkung des **Gleichstromes** auf Rana esculenta: 603
auf die Eier . 604
auf das Herz und die Gallenblase 606
Wirkung des **Wechselstromes** auf **Triton alpestris**:
auf ungetheilte Eier . 608
auf in Zellen getheilte Eier 611
a) Specialpolarisation 611
b) Generalpolarisation 612
Art des Vorganges der Polarisation 613
Variationen der Polarisation 614
Wirkung auf Extraovate 619
auf isolirte Zellen 620
auf innere Theile der Gastrula 623
Wirkung des **Wechselstromes** auf **Telestes Agassizii**:
auf die Eier, Morulae und Embryonen 625
auf Herz und Gallenblase 632
Wirkung des **Wechselstromes** auf **Lacerta agilis**:
auf die Eier . 633
auf die Gallenblasse . 634
auf die Embryonen . 634
Wirkung des **Wechselstromes** auf **Gallus domesticus** 636
Wirkung des **galvanischen** Stromes auf Hühnerembryonen 642
Wirkung des **Wechselstromes** auf **Säugethiere**:
auf Eier und Embryonen 646
auf die Gallenblasen . 647
Vorkommen des Stromschatten 650
Durch den **Wechselstrom** *„nicht" morphologisch polarisirbare Organe* . 653
[Nachtrag: Morphologisch polarisirende Wirkung der Schläge der Leydener Flasche auf Eier und Embyonen] 656

B. Polare Localisation der Wirkung des electrischen Stromes an „nicht lebenden" Intraelectrolyten.

IV. Abschnitt.

1. Wirkung des Gleichstromes auf Gallerte 659
2. Wirkung auf **Quecksilber** 660
3. Wirkung des **Wechselstromes** auf **„feste" metallische Intraelectrolyten**
Definition des **Intraelectrolyten** 668

Seite
Wirkung auf kugelige Gebilde 674
Verhalten einander sehr naher Kugeln 676
auf platte Gebilde 679
Verhalten des rechten Winkels 680
der Kupferscheibe 684
auf Draht . 686
auf einen Kugelschalenabschnitt 689
auf unvollkommene Intraelectrolyten 689
Wirkung des **Gleichstromes** auf feste metallische Intraelectrolyten . 692
Wirkung auf metallische Intraelectrolyten von der Gestalt der untersuchten organischen Gebilde. 701
Wirkung bei besser als der Intraelectrolyt leitenden Medien: 703
scheinbare „**Aequatorisation**" 703
Methode, jedes beliebige Gebilde seiner Gestalt und seinem Leitungsvermögen entsprechend reactionsfähig auf den electrischen Strom zu machen 703
Bedingungen der „Polarisation" 705
Methode der der directen Ermittelung des Verlaufes der Stromfäden gegen einen Intraelectrolyten 707
Verlauf gegen metallische Intraelectrolyten:
im Wechselstrome 708
im Gleichstrome 710
gegen organische Intraelectrolyten 712
Abnahme der intraelectrolytären Wirkung des galvanischen Stromes mit der Zunahme des Abstandes von den Electroden trotz gleich bleibenden Querschnittes der Strombahn 714

C. Erklärungsversuche und Zusammenfassung.

1. Ursache der polaren Localisation der Veränderungen 727
2. Ursache der scharfen Begrenzung der Aequators 731
3. Ursachen der speciellen Gestaltungen der Polfeder: 733
a) Stromschatten 733
b) Bestimmung der Richtung der Grenzlinien der Polfelder . . . 737
c) Unterschiede der Localisation der Polfeder bei metallischen und bei lebenden Intraelectrolyten 740
4. *Zusammenstellung der specifischen Reactionsweisen der lebenden embryonalen Objecte auf den electrischen Strom* 741
5. Bedingungen der beschriebenen polaren Reactionen der lebenden Objecte 747
Verhalten der lebenden Objecte bei nicht intraelectrolytärer Durchströmung . 748
6. Ursachen der *Specialpolarisation der Zellen* des getheilten Eies . . 752
7. Ursachen der *Generalpolarisation des in Zellen getheilten Eies* . 759
Figurenerklärung . 763

A. Morphologische polarisirende Wirkung des electrischen Stromes auf „lebende“ Objecte als Intraelectrolyten[1]).

I. Abschnitt[2]).

1. Polarisirende Wirkung des „Wechselstromes“ auf Froscheier.

[**27**] Vom 5. bis 9. April d. J. (1891) machte ich Versuche an Eiern des braunen Grasfrosches (Rana fusca) mit dem Wechselstrom, der zur electrischen Beleuchtung des k. k. anatomischen Institutes zu Innsbruck dient. Der verwendete transformirte Strom hat eine Spannung von 100 Volt, die in einigen Versuchen mit wesentlich dem gleichen Erfolg, durch Umschaltung am Transformator, auf 50 Volt herabgesetzt war. Darauf wurden auch Versuche mit einem Gleichstrom von 43 Volt angestellt. Der Zweck der Versuche war: festzustellen, ob der electrische Strom die Richtung der ersten Theilung des Eies zu beeinflussen vermag.

[**28**] Die Beantwortung dieser Frage schien mir von Bedeutung, da wir mit ihrer Entscheidung im positiven oder negativen Sinne eine Andeutung darüber erhielten, ob bei den morphologischen Vorgängen der indirecten, mitotischen Kerntheilung electrische Wirkungsweisen einen wesentlichen Antheil haben oder nicht. Denn es ist klar, dass diese typischen Gestaltungen durch den electrischen Strom alterirt werden müssen, sofern sie selber durch electrische Kraftwirkungen vermittelt werden.

Ein sicheres negatives Ergebniss musste diese Eventualität als unzutreffend erweisen[3]), ein positives zu weiteren Untersuchungen

[1]) Als „Intraelectrolyt“ bezeichne ich einen bei seiner electrischen Durchströmung rings von einem Electrolyten umschlossenen, also die Electroden nicht berührenden Körper (s. Nr. 25, S. 145).]

2) Ein Bericht über die in Abschnitt I mitgetheilten Beobachtungen wurde am 11. April, über die des Abschnittes II am 7. Mai 1891 der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien verschlossen eingereicht und durch Beschluss vom 16. April resp. 14. Mai gütigst in Dépôt genommen.

[3]) Obgleich, wie wir sehen werden, selbst die Anwendung maximaler, eben noch vom Zellleib ertragener Ströme ein negatives Ergebniss lieferte, so ist gleichwohl die aufgeworfene Frage, ob bei der indirecten Kerntheilung electrische Wirkungen

darüber auffordern, ob die beobachtete Wirkung des electrischen Stromes eine directe Wirkung auf die mitotischen Theilungsvorgänge ist oder durch Einwirkung auf den Zellleib vermittelt wird, beides gleich wichtige Eventualitäten.

Aus diesen Gründen hatte ich schon im Jahre 1885 (s. S. 319), die gleiche Frage geprüft, aber ein negatives Ergebniss erhalten. Doch musste der mir damals zur Verfügung stehende Strom, ein Gleichstrom von drei BUNSEN'schen Elementen, viel zu schwach erscheinen, um eine sichere negative Folgerung zu gestatten. Zur Ableitung eines solchen Schlusses mussten Ströme von einer Stärke angewendet worden sein, die der deletär wirkenden Stromstärke benachbart war. Da zu vermuthen war, dass der Strom meiner jetzigen Anstalt die genügende Stärke haben werde, und da zudem bei den früheren Versuchen die in eine Glasröhre aspirirten Froscheier nur von einer aussen umgewundenen Spirale aus umströmt, nicht aber die Eier selber durchströmt worden waren, so nahm ich diese Versuche wieder auf und begann zunächst mit der noch nicht verwendeten Methode der directen Durchströmung.

Sogleich bei dem ersten, an einem Sonntag Nachmittag (den 5. April) behufs Orientirung über die etwa nöthige Versuchsanordnung angestellten Versuche trat ein evidentes Resultat der Einwirkung des Wechselstromes hervor.

[**29**] An einem 2 cm breiten und 4 cm langen, der Länge nach durchströmten, wagrecht orientirten Bande von Froschlaich aus vor zwei Stunden befruchteten Eiern bemerkte ich bei einer, nach zehn Minuten vorgenommenen Besichtigung schon an jedem Eie eine senkrecht stehende, das Ei halbirende Furche, welche

betheiligt sind, damit noch nicht als sicher im negativen Sinne entschieden zu betrachten; denn es könnten innerhalb des Kerns local so hohe Spannungen producirt werden, dass sie durch den schwachen Wechsel- und galvanischen Strom, welcher bereits zerstörend auf die Eintrittsstelle am Zellleib wirkt, nicht wesentlich, d. h. die formalen Vorgänge sichtbar ändernd, beeinflusst würden. Selbst die Anwendung der hochgespannten Electricität der Leydener Flasche würde bei negativer Wirkung keine Entscheidung bringen, da sie bei ihrer höheren Spannung auch eine entsprechend stärkere Tendenz hat, die Oberfläche der Leiter einzunehmen, weshalb es uns nicht gelingt, sie in erheblicher Spannung in den Zellkern hineinzuleiten.]

an allen Eiern rechtwinkelig zur Stromrichtung orientirt war. Ich glaubte natürlich, die fragliche richtende Wirkung des Stromes auf die Eitheilung gefunden zu haben; nur wunderte mich, dass die erste Furche eine ganze halbe Stunde eher, als ich nach der Zimmertemperatur erwartet hatte, aufgetreten war. Als ich diese Furche jedoch mit der Loupe besichtigte, fiel mir sogleich auf, dass sie ein wenig weiter war, als normale Theilungsfurchen des Froscheies zu sein pflegen, und dass sie sich nach der Tiefe zu nicht verengte, nicht sich zu einem engen Spalt verjüngte.

Dies liess erkennen, dass hier eine ganz andere Erscheinung vorlag; und die nächsten sogleich vorgenommenen, etwas variirten Versuche bestätigten diesen Schluss.

Die neue Erscheinung erregte durch ihre typischen Gestaltungen mein Interesse derart, dass ich ihr eine zeitlang ausschliesslich nachging. Diese Sachlage ist der Grund, dass in den folgenden Mittheilungen zwei in ihrem Wesen verschiedene, aber theilweise in der nöthigen Versuchsanordnung und dem Versuchsmateriale übereinstimmende Themata zugleich behandelt werden, und dass ich überhaupt eine Gruppe von Erscheinungen bearbeitet habe, die, wie sich bald herausstellte, mehr in das Gebiet der jetzigen Physiologie, als in das der Entwickelungsmechanik gehört.

Die nächsten Versuche ergaben im Wesentlichen nachstehende Resultate.

Beim Durchströmen eines geraden Bandes Froschlaich von 5 bis 9 cm Länge, 2 bis 2,5 cm Breite und einer einzigen Eilage Höhe, in Richtung der Länge des Bandes, von 1,7 cm breiten Platinelectroden aus, entstand an jedem der vor ein bis drei Stunden befruchteten Eier innerhalb 15 bis 30 Secunden eine deutliche Scheidung der annähernd kugeligen Oberfläche in drei Felder, welche durch zwei einander parallele kreisförmige [**30**] Grenzlinien gesondert sind, nämlich in zwei einander gegenüber liegende, den Electroden zugewendete „Polfelder“ mit veränderter Oberfläche und ein zwischen ihnen gelegenes „äquatoriales Gürtelfeld“ ohne solche Veränderung. Diese Scheidung der Oberfläche erfolgt gewöhnlich zunächst durch Aufhellung im Bereiche des Polfeldes unter anfänglichem Ent-

stehen einer netzartigen oder punctirten helleren Zeichnung; manchmal treten auch schon, ehe eine Verfärbung der Oberfläche erkennbar ist, auf der unteren, hellgrauen, oft fast weissen Hemisphäre des Eies die beiden Parallelkreise als schwärzliche Linien auf und bewirken so die erste sichtbare Scheidung in die drei Abschnitte. Bei weiterer Einwirkung des Stromes vertieft sich nach ein bis zwei Minuten die Stelle dieser beiden Parallelkreise zu je einer deutlichen, oben tieferen Ringfurche, und in derselben treten oben weisse Flecken, durch Austritt von Eisubstanz bedingt, auf. Längs der Mitte des Aequatorgürtels entsteht unter vollkommener Aufhellung seiner Ränder auf der helleren Unterseite des Eies nicht selten eine schwärzliche Linie mit oder ohne scharfe seitliche Grenzen, also eine Pigmentanhäufung. An der schwarzen, oberen Hemisphäre des Eies sieht man, wenn die Polfelder sich nicht genügend aufhellen, nur die beiden Ringfurchen.

Während somit im Einzelnen das Bild der Veränderungen, und zwar je nach der Dauer und Stärke des wirkenden Stromes und wohl auch nach der Beschaffenheit der Eier selber, ein etwas verschiedenes st, so ist das Wesentliche der Erscheinungen vollkommen constant, nämlich die Theilung der Eioberfläche in zwei den Electroden zugewendete sichtbar veränderte Polfelder und einen sie trennenden, nicht veränderten, oder nur schwach in anderer Weise veränderten Aequatorgürtel; und zwar sind diese drei Felder bei der erwähnten Anordnung des Versuches durch zwei fast oder ganz parallele, continuirlich (ungezackt) verlaufende, rechtwinkelig zur Stromrichtung orientirte Ringlinien gegen einander abgegrenzt.

Der Abstand dieser beiden Grenzlinien von einander ist an Eiern, welche in der Nähe der Electroden stehen, am geringsten und nimmt gegen die Mitte des Stromfeldes allmälich zu. Ist der Strom durch Einschaltung grosser Widerstände geschwächt, so vergrössert sich der Abstand; arbeitete ich, wie gerade beim [**31**] ersten Versuche, ohne solche Widerstände, so treten die sich erhebenden Ränder der beiden Polfelder oben einander so nahe, dass der von ihnen begrenzte, tiefer liegende Aequatorgürtel blos als der schmale Grund einer einzigen Furche erscheint.

Ueber die Stellung der beiden Grenzlinien zu einander und zur Richtung der Stromlinien erfuhr ich Weiteres durch eine Aenderung der Versuchs-Anordnung, indem statt der Verwendung eines parallel contourirten Bandes von Froschlaich, die ganze „runde" Schale gleichmässig mit einer einzigen Lage von Froscheiern ausgefüllt und dies Material von zwei, einander entgegengesetzten Stellen des Randes der Schale aus und unter Benutzung schmälerer Electroden durchströmt wurde. Die Gesammtheit der beiden Linien von allen Eiern markirt alsdann typische Curven, die leichter zu erkennen sind, wenn man die Schale nach Beendigung des Versuches umdreht und die hellen unteren Hemisphären betrachtet, als bei Besichtigung der schwarzen Furchen auf der schwarzen oberen Eihälfte. Da die Froscheier durch ihre dicken Gallerthüllen von einander geschieden sind und nicht in den Curven entsprechenden Reihen liegen, so bilden die beiden Grenzlinien aller der etwa 200 Eier einer Schale keine continuirlich gezeichneten Curven; sondern man muss sich die Curven aus den vielen nebeneinanderliegenden Bruchstücken selber integriren, was aber bei Benutzung einer schwachen Loupe nicht schwer fällt. Das Bild, welches man so gewinnt, ist folgendes: Die Curven beginnen, entsprechend dem zuerst mitgetheilten Versuche, alle rechtwinkelig zu der mittleren geraden Verbindungslinie der Electroden und wenden sich dann, die „nächste" Electrode im Bogen umziehend, unter allmählicher Vergrösserung ihres Abstandes gegen den Rand der Schale, um daselbst in rechtem Winkel zur Umrandung zu enden. Die Krümmung der Curven ist daher unmittelbar neben den Electroden am stärksten und nimmt bis zu der in gerader Richtung verlaufenden mittelsten Linie allmälich ab. Beide Grenzlinien der drei Felder jedes Eies entsprechen dieser Schilderung; es sind also beide blos gegen die nächste Electrode concav; nur an den in der rechtwinkelig zur Stromrichtung orientirten Mittellinie der Schale liegenden Eiern ist jede von beiden Grenzlinien gegen eine andere Electrode concav. [**32**] Auch stehen nur an den durch diese Mittellinie halbirten Eiern und an den in der geraden Verbindungslinie der

Electroden sich befindenden Eiern die Grenzlinien symmetrisch zu einem Eimeridian, wenngleich dies der flüchtigen Betrachtung an vielen Stellen so scheinen mag. Bei genauer Betrachtung der für diese Unterscheidung charakteristischen Stellen an vollkommen normalen Eiern kann kein Zweifel bestehen, dass die Richtung dieser Linien ihrem Wesen nach nicht zu einer im Ei selber gelegenen Linie typisch bestimmt ist, sondern dass die Bestimmung von aussen her, in je nach der zufälligen Lage der Eier zu den Electroden und zur Gesammtform des electrischen Feldes verschiedener Weise getroffen wird. Desgleichen hängt auch der Abstand dieser Grenzlinien wesentlich von den genannten äusseren Umständen ab (mit der Einschränkung, dass bei grösseren Eiern sie vielleicht ceteris paribus weiter von einander entfernt sind, worüber ich in Ermangelung von Rieseneiern noch keine Beobachtungen machen konnte).

Ich halte die durch diese Grenzlinien markirten Flächen für Potentialniveauflächen, also für äquipotentiale Flächen des ganzen electrischen Feldes.

In der Ueberzeugung, dass meine Vorstellung von der Gestalt der äquipotentialen Flächen die zutreffende ist, will ich die erwähnten Grenzlinien des durchströmten Froscheies weiterhin als „Niveauringe“ bezeichnen; doch will ich die Möglichkeit nicht als ausgeschlossen hinstellen, dass die Physiker bei genauerem Vergleiche kleine typische Abweichungen obiger Niveauringe von den von ihnen berechneten Niveaulinien ermitteln werden; Abweichungen, die aber dann wohl nur durch secundäre Momente bedingt sind und den Hauptcharakter unserer Niveauringe als äquipotentialer Linien nicht alteriren werden.

An manchen Eiern, an denen die Polfelder sehr grobkörnig wurden, war die Grenze letzterer auch nicht continuirlich gerichtet, sondern gezackt, und die Gesammtkrümmung der Grenzlinien entsprach dann auch nicht vollkommen dem Durchschnitt von Niveauflächen des electrischen Feldes durch die Eioberflächen. Diese im Anfange der Versuche an den [**33**] frischen Eiern nicht vorgekommenen Fälle halte ich indess für abnorm, für bedingt durch die künstliche

Verzögerung der Laichung, wobei auch schon am normalen Furchungsschema viele Abweichungen vorkommen.

Noch charakteristischer als bei der letzterwähnten Versuchsanordnung, noch evidenter nur äquipotentialen Flächen entsprechend, werden die durch die Niveauringe gebildeten Curven, wenn man die Electroden nicht an den Rand, sondern entfernt vom Rande der runden Schale und auf die Fläche der Froschlaichlage aufsetzt. An den Eiern, welche alsdann von oben aus durchströmt werden, liegen die beiden Niveauringe fast wagrecht, während sie an den wagrecht durchströmten entfernteren Eiern senkrecht stehen. Es ist vollkommen deutlich, dass die durch die beiden Niveauringe markirten Flächen rechtwinkelig zu den Stromlinien stehen. (Vergl. Fig. 2, Taf. X nebst der Figurenerklärung.)

An den bei dieser letzteren Anordnung seitlich im Stromfeld befindlichen Eiern entstehen im Bereiche des, bei ihnen breiteren Aequatorgürtels häufig nachträglich, im Laufe von Stunden oder Tagen vielfache Zersetzungen, grössere weisse und schwarze Flecken, sowie auch intensiv schwarze Puncte von zum Theil regelmässiger, sternförmiger Anordnung, während im Bereiche der Polfelder nach der Durchströmung keine nachträglichen Veränderungen zu erkennen sind.

Wenn man Eier, die schon längere Zeit durchströmt worden sind, nachträglich in anderer Richtung, z. B. rechtwinkelig zur früheren Richtung durchströmt, so findet keine neue, dieser Stromrichtung entsprechende Ringbildung, überhaupt keine äusserlich erkennbare Aenderung des zuerst erzeugten Bildes statt (s. Nr. 25, S. 41).

Wird dagegen die wagrecht stehende Schale mit den Eiern während der Durchströmung continuirlich gegen die am Rand eintauchenden feststehenden Electroden gedreht, so entsteht statt der beiden Polfelder ein „Polgürtel" und statt des Aequatorgürtels ein oberes und ein unteres rundes Feld. Werden die Eier während der Durchströmung auch noch aus der wagrechten Ebene gebracht, z. B. in einer hohen mit Wasser gefüllten Schale zwischen den Electroden nach allen Richtungen in ihrer Lage ver-

ändert, so tritt keine Sonderung in abgegrenzte Felder mehr auf.

[**34**] Schwimmen die Eier in einer Flüssigkeit von geeignet hohem specifischen Gewicht (Wasserglas oder Lösung von Gummi arabicum), so behalten dieselben während der Durchströmung ihre vorher eingenommene zufällige Anordnung bei und drehen sich auch nicht um eine Axe; desgleichen tritt auch nach der Bildung der Polfelder während der weiteren Durchströmung sowie nach dem Aufhören derselben eine Aenderung der Anordnung ohne äusseres Zuthun nicht ein. Werden die mit Polfeldern versehenen schwimmenden Eier gegeneinander verschoben, oder um ihre verticalen Axen verdreht, so behalten sie die ihnen gegebene Anordnung bei, selbst wenn auf's Neue ein Strom durch die Schale geleitet wird.

Unbefruchtete aber reife, der Gebärmutter entnommene, in Wasser gequollene Eier reagiren in ähnlicher Weise auf den Wechselstrom. Auch hier entstehen zwei Niveauringe an jedem Ei; die Polfelder werden hell und netzförmig gezeichnet. Doch sind in der Beschaffenheit der Oberfläche kleine Unterschiede vorhanden und die Reaction geht viel langsamer vor sich.

An mechanisch, durch Drücken mit den Fingern oder durch Pressen zwischen Glasplatten insultirten und deformirten Eiern entstehen zum Theil keine, zum Theil mit ihren Niveauringen von dem gewohnten Anblick abweichende Stellungen einnehmende Polfelder. Von besonderem Interesse ist bei diesem Verfahren das Verhalten der entstandenen Dotterhernien, der Extraovate.

Der Reife nahe, aber noch unreife Eier aus der Bauchhöhle und vom Eierstock standen mir noch nicht zur Verfügung. Kleine unreife Eierstockeier für das nächste Jahr zeigten keine Reaction auf den Wechselstrom, auch wenn sie schon eine schwarze und weisse Hemisphäre ausgebildet hatten (s. Nr. 25, S. 39).

Geschieht die Durchströmung nach der Anlage oder Vollendung der ersten Furche, also während der ersten Theilung des Eies, so findet gleichwohl die Scheidung in die beiden Polfelder und den Aequatorgürtel statt. Doch ist das Bild nur dann dem früheren, am

noch ungetheilten Eie gewonnenen, wesentlich gleich, wenn die erste Furche zufällig ganz oder annähernd rechtwinkelig oder ganz parallel zu den Nivauflächen steht. Weicht die erste Furche dagegen etwa 10—45° von der Richtung der gedachten Niveauflächen des ganzen Eies ab, dann erfährt [**35**] der jeder von beiden Zellen zukommende Antheil am Aequatorgürtel eine deutliche Verwerfung gegen das Aequatorstück der anderen Zelle; auch sind die der Theilungsfurche des Eies anliegenden Theile des Aequators stark von der Richtung der Niveaulinien des homogen gedachten electrischen Feldes abgelenkt; s. Taf. VIII, Fig. 7 u. Nr. 25, S. 69.

Nach der Entstehung der zweiten Furche wird das Bild dieser Verwerfungen oft noch etwas complicirter; doch ist auch hier die Bildung zweier Polfelder am Eie und einer Aequatorialzone vollkommen deutlich.

War das Ei zur Zeit der Durchströmung schon in mehr Zellen zerlegt, also im Morulastadium befindlich, so entstand wieder ein continuirlicher, durch zwei Niveauringe begrenzter Aequatorialgürtel; aber ausserdem traten, diesem letzteren ziemlich parallel, auf den Polfeldern jederseits 2—3 helle Ringe auf, die anscheinend durch Austritt von Dottersubstanz aus den den Niveauflächen annähernd parallelen normalen Furchen (Zellgrenzen) entstehen, aber zum Theil wohl auch durch weisse Verfärbung der Oberfläche (im Bereiche der unteren Hemisphäre des Eies) bedingt sind, worüber erst die microscopische Untersuchung genaueren Aufschluss geben kann. Die in noch kleinere Zellen zerlegte Blastula liess ausser den beiden Niveauringen noch mehr solcher secundärer Parallelkreise hervorgehen, deren Zahl wiederum der Zahl der vorhandenen Zellreihen entsprach (s. Nr. 25, S. 69 u. f.).

Im Stadium der Gastrula traten kaum noch äusserlich sichtbare polare Veränderungen auf.

Alle durch den Strom in der geschilderten Weise alterirten Eier entwickelten sich nicht weiter; auch drehten sich dieselben nach Aufwärtswendung des Bodens der Schale, an welchem die Eihüllen anhaften, selbst im Verlauf von 24 Stunden nicht wieder mit der hellen Seite nach unten, wie dies befruchtete Eier in wenigen Minuten,

unbefruchtete in 2—3 Stunden thun. Das Ausbleiben letzterer Erscheinung beruht jedoch nicht auf Vermengung der Eisubstanzen ungleichen specifischen Gewichtes (des Nahrungs- und des Bildungsdotters), sondern nur auf Befestigung des Eies gegen die Gallerthülle; denn mit dieser Hülle herausgenommene Eier nahmen, wenn man sie in Wasserglas schwimmen liess, rasch die normale Stellung mit dem hellen Theile nach unten wieder ein.

[**36**] Am Dotter eines gelegten Hühnereies, sowie an den Eierstockseiern zweier Tauben konnte ich, nach Anwendung des mir zur Verfügung stehenden Stromes bei äusserer Besichtigung keine denen der Froscheier entsprechenden Veränderungen wahrnehmen.

2. Polarisirende Wirkung des „Gleichstromes" auf Froscheier.

Die Kunstmühlenbesitzer Herren Gebrüder Rauch in Mühlau gestatteten mir am 8. April freundlichst die Benutzung des mit der kleineren ihrer Dynamomaschinen unter einer Tourenzahl von 1200 per Minute erzeugten Gleichstromes von 43 Volt Spannung; ich verwendete von demselben nur eine schwache Stromschleife. Um möglichst verschiedene Stromdichten zugleich zu prüfen, setzte ich die Electroden einander nahe im Binnenraume des runden Stromfeldes auf.

Bei diesem Strom zeigte sich eine Verschiedenheit der von beiden Electroden ausgehenden Wirkungen zunächst schon an der Gallerthülle. Während beim Wechselstrom die Gallerthülle unverändert blieb, entstand hier um die durch stärkere Gasentwickelung ausgezeichnete, also negative Electrode zunächst eine Aufhellung der Gallerthüllen, der später beim Kochen eine opakweisse Trübung folgte; in der Umgebung der Anode dagegen entstand ein bläulich hyaliner Schimmer in der ihr zugewendeten Substanz der Gallerthüllen, der sich nach dem Kochen noch erhielt.

An reifen *unbefruchteten Eiern* entwickelte sich in weiter, die quere Mittellinie des electrischen Feldes überschreitender Umgebung der positiven Electrode an den Eiern blos ein grosses grau verfärbtes, des Anode zugewendetes und demnach der Kürze

halber als anodisches oder positives zu bezeichnendes Polfeld mit einer deutlichen Niveauringfurche als Grenze. An den weiter gegen die negative Electrode hin gelegenen Eiern trat danach eine kathodenwärts liegende Niveauringlinie hinzu als einzige Marke der Scheidung auf dieser Seite des Eies; und blos die der Kathode nächsten zwei Reihen Eier hatten ein verfärbtes, aber grosses kathodisch gelegenes Polfeld unter Fehlen eines anodischen. Die seitlich im Stromfeld liegenden Eier boten vielfach zwei schwach verfärbte Polfelder und zwischen ihnen einen unverfärbten Aequatorgürtel dar; aber an manchen Eiern fand sich nur anodenwärts ein verfärbtes Polfeld, kathodenwärts dagegen wieder blos eine Niveauringlinie. Die Richtungen und [**37**] Krümmungen der Niveauringe entsprachen wieder durchaus der ihnen gegebenen Bezeichnung.

An *befruchteten*, zwischen den Electroden gelegenen Eiern zeigten sich nach kurz dauernder Durchströmung zwei Niveauringe von deutlicher Schärfe; das anodische Polfeld war gross und nur wenig verfärbt; das kathodische zeigte sich an manchen Eiern etwas verfärbt, an anderen gleich dem Aequatorgürtel unverfärbt, und war in der Stromrichtung verlängert und in verticale Längsfalten gebogen. Im seitlichen Theile des Stromgebietes war im Bereiche des Aequatorgürtels der Eier nach einigen Stunden vielfache Zersetzung, wie oben beim Wechselstrom beschrieben, wahrnehmbar. Weit seitlich und nach hinten von den Electroden waren die Eier unverändert und theilten sich später normal. Am Uebergang zwischen beiden letztgenannten Abschnitten fanden sich Eier mit zwei sehr kleinen verfärbten Polfeldern; an diesen Eiern bildete sich später im breiten Aequatorgürtel die typische *erste Furche* und stand *auffallend häufig in Richtung der mittleren Verbindungslinie beider Pole.*

Es ergab sich also ein deutliches Ueberwiegen der Wirkung dieses Gleichstromes auf der anodischen Seite der Eier, im Uebrigen aber doch eine doppelseitige, wenn auch schwächere Wirkung als beim Wechselstrom. Bei dem Versuch an unbefruchteten Eiern zeigte sich deutlich eine Abnahme der anodischen und katho-

dischen Wirkung mit dem Abstande der Eier von der gleichnamigen Electrode.

3. Wirkt der „Wechselstrom“ auf die Richtung der ersten Theilung des Froscheies?

Von Bedeutung war mir die Wahrnehmung, dass bei dieser hohen Spannung von 43 Volt die seitlich gelegenen Eier schon keine Polfelder mehr bildeten, dass ich also schon an der unteren Grenze dieser Wirksamkeit angelangt war. Ich suchte daher, unter Einschaltung eines grossen Widerstandes, auch mit dem höher gespannten Strom meiner Anstalt diese Grenze und versuchte, die Eier mit dem stärksten, nicht mehr deletär wirkenden Strom zu beeinflussen. Dadurch wurde möglich, endgiltig zu prüfen, *ob der Wechselstrom eine Wirkung auf die Richtung der ersten Theilung des Eies ausübt,* welche, wie ich (Nr. 16) und bald [**38**] darauf Pflüger[1]) festgestellt haben, die Medianebene des Froschembryo darstellt, so dass sie also das Eimaterial qualitativ und quantitativ halbiren muss und daher meiner Meinung nach eher auf den Wechselstrom reagiren könnte, als auf den Gleichstrom, der sich mehr für die zweite, nach meinen Beobachtungen kopf- und schwanzwärts sondernde Theilung zu qualificiren scheint. Damit war ich zum Ausgangsproblem der vorstehend mitgetheilten Versuche zurückgelangt. Dahin führte auch die der vorigen Seite erwähnte Beobachtung, dass an Eiern mit zwei sehr kleinen Polfeldern die erste Furche auffallend häufig in der mittleren Verbindungslinie beider Polfelder lag. Durch Aspiration von Eiern in enge Glasröhren (wodurch die Eier verlängert werden) und darauf folgende Durchströmung längs der Röhre hätte sich sogleich entscheiden lassen, ob diese Richtung der Furche als besondere Wirkung des Stromes oder blos der Verkleinerung des Eies in eben dieser Richtung durch Wegfall der an den Polen befindlichen, veränderten Substanz bedingt sei; denn Pflüger und ich haben experimentell nachgewiesen, dass die ersten

1) E. Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Pflüger's Arch. f. Physiologie 1883. Bd. XXXI.

Theilungen des Froscheies gewöhnlich in den kleinsten Richtungen des Zellleibes erfolgen (s. S. 303).

Da jedoch schon bei den Versuchen des 8. April an den Probeeiern Zeichen von der entwickelungsstörenden Wirkung der künstlich verzögerten Laichung aufgetreten waren, sah ich mich veranlasst, eine dieser beiden Fragen zu bevorzugen, um wenigstens noch eine Frage erledigen zu können, und wählte die erstere, principiell wichtigere.

Ich schwächte den Wechselstrom von über 20 Ampère Stärke und 100 Volt Spannung in Ermanglung eines Rheostaten durch den Widerstand einer halbprocentigen Kochsalzlösung in einem Glasrohre von 81 cm Länge und 7 mm Durchmesser so stark ab, dass nach Aufsetzung der Electroden nahe der Mitte der 7—9 cm im Durchmesser haltenden Schalen nur die den Electroden nächsten Eier Polfelder bildeten. Mit diesem Wechselstrom wurden nun Eier in verschiedenen Phasen, nämlich während der Copulation der beiden Geschlechtskerne, während der Existenz des Furchungskernes und während der [**39**] Theilung des letzteren durchströmt.

Als die erste Furche aufgetreten war, zeigte sich, das die Richtungen dieser Furchen an den etwa 200—250 Eiern einer Schale keine Beziehung zu den Niveauflächen oder Kraftlinien erkennen liessen. Zu einem vollen Resultat fehlt jedoch noch die Prüfung an einem maximalen ertragenen Gleichstrom (s. Nr. 25, S. 52).

Schliesslich wiederholte ich auch den schon vor sechs Jahren mit einem schwachen Gleichstrom erfolglos angestellten Versuch der Umströmung der Eier jetzt mit dem Wechselstrom. Es wurden frisch befruchtete Eier in eben noch so weite Glasröhren aspirirt, dass sie keine Pressung in denselben erlitten, und darauf bei wagrechter Lage der Röhre mit dem zur Vermeidung zu hoher Erwärmung durch eine eingeschaltete Schale von schwacher Kochsalzlösung genügend abgeschwächten Wechselstrom stundenlang in dicht, aber blos in einer Lage um die Röhre gewundenen Spiraltouren umströmt. Jedoch auch bei dieser Versuchsanordnung war keine richtende Wirkung des Stromes auf die erste Theilung des Eies, also keine Wirkung einer dynamischen Induction zu erkennen; die erste Furche der verschie-

denen Eier stand weder durchweg quer zum Solenoid oder längs desselben oder wagrecht, sondern, wie sonst bei zwangloser Aufsetzung der Eier, allenthalben senkrecht, aber in den verschiedensten Richtungen. [Der Wechselstrom vermag somit als solcher, weder bei Durchströmung noch bei Umströmung der Eier eine richtende Wirkung auf die Eitheilung auszuüben.] (Weiteres siehe Seite 63).

II. Abschnitt[1]).

1. Weitere polarisirende Wirkung des „Wechselstromes" auf Froscheier und -Embryonen.

Zunächst habe ich zu erwähnen, dass es mir durch eine zur Verstärkung der Stromwirkung führende Aenderung der Versuchsanordnung gelungen ist, auch an noch im Eierstock befindlichen Froscheiern Veränderungen hervorzurufen, die den an unbefruchteten Uteruseiern mit dem Wechselstrom gewonnenen zum Theil entsprechen.

An dotterkörnerhaltigen Eierstockseiern, welche mehrere Stunden in Wasser gelegen hatten, entstanden unter nur sehr geringer Verfärbung der Polfelder zwei deutliche Niveauringfurchen, welche wie mit einer Nadel eingeritzt erschienen. Bei den Eiern von erst der halben Grösse reifer Eier, war der von diesen Niveaufurchen begrenzte Aequatorgürtel nicht nur [**40**] relativ, sondern auch absolut breiter, als bei den daneben befindlichen fast reifen, grösseren Eiern.

Danach gelang es mir auch an frischen Eierstöcken, welche nicht in Wasser gelegen hatten, aber in Wasser durchströmt wurden, feine Niveaufurchen nach der Durchströmung an den Eiern wahrzunehmen; doch sind sie in Folge des Mangels jeder Verfärbung schwer zu sehen.

Die Substanz ausgewachsener, in $^1/_2$ % Kochsalzlösung zerquetschter und zerschnittener Eierstockseier liess an dem so gewonnenen Saft weder bei Verwendung des schwachen, noch des starken

1) Vergl. die Anmerkung 2 am Beginne des ersten Theiles.

Wechselstromes eine besondere Wirkung des Stromes oder eine besondere Reaction der Substanz erkennen.

Wenn der geschlossene Uterus mit seinen eingeschlossenen Eiern direct durchströmt worden war, konnte ich keine Bildung von Polfeldern wahrnehmen, auch nicht, wenn die Eier nach der Durchströmung in Wasser gelegt worden waren. Bei Lagerung von Eiballen zwischen zwei Stücke gequollenen Laiches wurden dagegen durch Punctirung auf der hellen Hälfte des Eies zwei Polfelder markirt, die einen mit helleren Rändern versehenen Aequatorgürtel begrenzten. Wurden die trockenen Uteruseier jedoch einzeln zwischen die gequollene, aber durch Fliesspapier abgetrocknete Gallerthülle anderer Eier gelegt, so zeigten sich beim Durchströmen schon nach vier Minuten deutliche Niveauringe. Während dieser Zeit aber waren die Gallerthüllen der trockenen Eier schon deutlich erkennbar gequollen. Also ein gewisses Minimum von Wasser ist für die beschriebene Reaction nöthig.

Unbefruchtete Eier, welche aus dem Uterus in vier- und mehrprocentige Kochsalzlösung gelegt worden waren, und eine Stunde darin verweilt hatten, gaben selbst bei sieben Minuten dauernder Durchströmung nicht die specifische Reaction; gleiche Eier in 2% Lösung liessen erst spät zwei den Niveauringen entsprechende Reihen von Puncten wahrnehmen; auch sogleich in 1% Kochsalzlösung übertragene Eier reagirten noch träg. Eier, welche 1¼ Stunde in 4% Kochsalzlösung verweilt hatten, darauf in Wasser übertragen worden waren und nach 1—15 Stunden fünf Minuten lang durchströmt wurden, zeigten keine Reaction.

[**41**] Dagegen bildeten Eier mit in Wasser gequollenen Gallerthüllen, wenn sie in gesättigte Kochsalzlösung oder dergleichen Borsäure-, Boraxlösung versetzt und sogleich darin durchströmt wurden, schön die Polfelder und Niveauringe.

Im Anfang durchströmte ich die Eier viel länger als unerlässlich nöthig war, um die Polfelder- und Niveaulinienbildung hervorzurufen, weil die Reaction auf der schwarzen, oberen Eihälfte bei Rana fusca viel später sichtbar wird, als auf der hellen Unterseite des Eies. Aus dieser Zeit stammt auch der im ersten Abschnitt mit-

getheilte Versuch (s. S. 551), in welchem die zweite, in anderer Richtung als die erste bewirkte Durchströmung ohne sichtbaren Erfolg blieb, weil die Reactionsfähigkeit der Eier schon erschöpft war. Wenn man dagegen die erste Durchströmung nur während des Minimums der zur Bildung der Niveaulinien auf der Unterseite nöthigen Zeit oder Weniges darüber durchströmt und darauf die Stromrichtung ändert, entstehen zu den schon vorhandenen, neue dieser Richtung entsprechende Niveaulinien und Polfelder. Durchströmt man zuerst mit schwachem Strom bis zur Bildung der Niveaulinien, darauf mit starkem Strom in der gleichen Richtung wie früher, so wird der vorher breite Aequator verschmälert, indem zugleich zwei weisse Bänder auf Kosten des früheren Aequators entstehen. Verwendet man zuerst den starken und danach den schwachen Strom in zur früheren gekreuzter Richtung, so kann man bei geeignetem Verhältniss in der Zeitdauer beider Wirkungen noch einen zweiten Effect hervorbringen.

Bei sehr geschwächtem Strom (durch Einschalten einer Wassersäule von 129 cm Länge und 7 mm Durchmesser) ist nach 5 Minuten noch keine Wirkung an den befruchteten Eiern erkennbar; selbst bei Ersetzung des Wassers durch $^1/_4$ % Kochsalzlösung war nach 11 Minuten unten blos ein leicht gedunkelter Aequatorgürtel mit helleren Rändern, oben keine Aenderung zu sehen. Nach Verkürzung dieser Röhre auf 81 cm dagegen entstanden minimale, bei Rana fusca nur aus einem oder wenigen Flecken, bei Rana esculenta deutlich aus kleinen Extraovaten[1]) (s. S. 155) bestehende Polfelder und zwar nur [**42**] an den in der Nähe der Electroden befindlichen Eiern; manchmal fand sich nach der näheren Electrode zu ein etwas grösseres, nach der entfernteren Electrode ein kleineres Polfeld oder auf letzterer Seite gar keines.

Bei der gewöhnlich verwendeten, reichlich starken Anordnung dagegen bieten sich beide Polfelder jedes Eies beim Wechselstrom für die einfache Besichtigung gleich gross dar. Nicht selten jedoch glaubt man an einem Eie, bei Besichtigung der noch in ihrer Hülle und in der Glasschale befindlichen Eier mit der Loupe, deutlich eine grosse Differenz der Polfelder wahrzunehmen; nach der Ausschälung

jedoch ist meist kein oder nur ein geringer Grössenunterschied vorhanden, der auf Ungleichmässigkeit in der Substanz der Hälften des betreffenden Eies beruhen muss, wenn, wie gewöhnlich bei gleichmässiger Anordnung der Eier, die Eier der Umgebung solche Unterschiede nicht darbieten.

Bei nicht gleichmässiger Vertheilung der Eier in der Schale, beim Vorhandensein von Lücken oder Brücken im Eistratum wird die Breite der Aequatorgürtel neben einander liegender Eier manchmal erheblich verschieden, und die oft stark divergirenden Richtungen der beiden den Aequator begrenzenden Niveauringe entsprechen natürlich nicht mehr den Richtungen der Niveaulinien eines homogenen d. h. gleichleitenden, die ganze Glasschale einnehmenden electrischen Feldes.

Kurzdauernde Einwirkung des Stromes auf befruchtete Eier bildet blos die Polfelder ohne Niveauringe aus. Selbst bei wenig längerer Durchströmung kommt es vor, dass erst nach der Unterbrechung des Stromes die besondere Färbung und manchmal doppelte Contourirung der Niveauringe entsteht.

Bei längerer Dauer der Einwirkung eines starken Stromes dagegen steigern sich die Veränderungen eine Zeit lang; es treten grössere Flecken auf, und selbst auf der oberen schwarzen Hemisphäre entstehen grosse, weisse Flecken (Extraovate), die von den Niveaulinien sich auf das Gebiet des Aequatorgürtels überlagern können.

Die Grösse der Polfelder hängt auch an reifen, befruchteten und unbefruchteten Eiern ceteris paribus von der Qualität der Eisubstanz ab; dies macht sich am Ende der [**43**] Laichperiode, wo die Eier schon etwas gelitten haben, besonders bemerkbar; indem in denselben Niveauflächen neben einander liegende Eier gleicher Grösse erhebliche, unregelmässige Ungleichheiten in der Breite des Aequatorgürtels darbieten. Diese Verschiedenheiten sind jetzt am Ende der Laichperiode von Rana fusca so gross, dass sie den Versuch, die Wirkung der Grösse der Eier auf die Grösse der Polfelder festzustellen, erfolglos machten, indem an durch einander gesäten Eiern verschiedener (aber blos zwischen 1,8 bis 2,5 mm wechselnder) Grösse keine constante Verschiedenheit sich feststellen liess.

An zwischen Glasplatten zusammengepressten, unbefruchteten Eiern entstehen auch bei erheblicher Deformation noch die Polfelder; aber ihre Ränder bieten, wie im ersten Theil bereits erwähnt, von den normalen Niveaucurven eines homogenen Feldes mannigfach abweichende Richtungen dar. Bei dem Pressen platzt das Ei oft auf; an den so entstandenen, in der Gallerthülle eingeschlossenen, mit dem Eie noch zusammenhängenden Extraovaten konnte ich jedoch keine sichere Polarisation wahrnehmen, weder eine selbstständige, vom Eie unabhängige, noch eine mit ihm in Verbindung stehende, wie sie zu erwarten wäre, wenn die Niveaulinien des Eies gerade die Richtung auf das Extraovat hin hatten (s. S. 589).

Die früher mitgetheilten, beim Durchströmen während der ersten oder zweiten Furchung entstehenden Verwerfungen der Theile des Aequatorgürtels gegen einander werden um so geringer, je stärker der Strom ist.

Auch längere Zeit nach der Durchströmung der Eier finden noch mannigfache Veränderungen in den Eiern statt, die als Folgen der Durchströmung aufzufassen sind. So zersetzte sich zum Beispiel die Substanz der Aequatorscheiben unter Vacuolisirung und Fleckenbildung in einer Weise, wie sie auch sonst, aber nur an älteren Eiern vorkommt; bei noch jungen Eiern fand sie sich blos an den mit Polfeldern versehenen Eiern, während andere Eier derselben Schale, die am Rande der Schale standen und keine Polfelder gebildet hatten, drei Tage lang ihr normales Aussehen behielten. Die Polfelder selber dagegen erscheinen weniger veränderlich; im Bereiche der geraden Stromlinie sind sie nach der Behandlung der Eier mit starkem [**44**] Strome ganz unveränderlich, also wohl todt; während, wie früher mitgetheilt, an den breiten Aequatorgürteln in derselben Schale seitlich stehender Eier sogar noch die erste Furchung stattfand. Die Aequatorscheiben stellen also die am wenigsten veränderte Substanz dar.

Die Fähigkeit der Eier in der beschriebenen Weise auf den Strom zu reagiren, erhält sich an den aus dem Körper entnommenen Eiern ziemlich lange. So boten in Wasser versetzte,

unbefruchtete Eier sie noch nach $1^1/_2$ Tagen dar. Und Eier von vor drei bis vier Tagen getödteten und mit eröffnetem Leibe gelegenen Weibchen, deren Eier zum Theil an die Uteruswandung angetrocknet waren, bildeten noch die Niveauringe, obgleich die zur Probe besamten aber nicht durchströmten Eier sich nicht furchten, also nicht mehr entwickelungsfähig waren.

Dagegen verlieren die Eier durch vier Minuten langes Einlegen in Wasser von 45—46° dies Vermögen auf den Strom zu reagiren; wohl ein Zeichen, dass gleichwohl diese Reaction an Lebenseigenschaften dieser Eier gebunden ist.

Die während der vorstehend mitgetheilten Versuche entwickelten Embryonen gaben Gelegenheit, auch an weiteren Entwickelungsstufen die Wirkung des Wechselstromes zu studiren. Es zeigte sich, dass an noch in ihrer Gallerthülle befindlichen *Froschembryonen*, sei es mit noch offenem oder mit schon geschlossenem Medullarrohr, ja auch sogar an schon seit seinigen Tagen ausgeschlüpften freien Embryonen der Wechselstrom scharf abgegrenzte veränderte Polfelder bervorbringt, die durch einen anscheinend unveränderten Aequatorgürtel getrennt sind. Doch bleibt bei schon ausgeschlüpften Embryonen manchmal die scharfe Begrenzung der Polfelder gegen das Aequatorfeld aus. Im Bereiche der Polfelder tritt leichte graue Verfärbung auf, die anscheinend auf Rundung der Epithelzellen, besonders der farblosen, und auf allmählichem Abfall derselben beruht: eine dem Tode des Embryo vorausgehende Veränderung, die ich als Framboisia embryonalis finalis minor bezeichnet habe (s. S. 151). Diese Veränderung setzt sich auch nach dem Aufhören der Durchströmung noch fort unter Verschärfung der Abgrenzungslinien der Polfelder gegen den unveränderten Aequatorgürtel. Hat man bei starker Anordnung zu lange durchströmt, so greift die Framboisia minor, wie sonst beim Absterben, rasch auf den ganzen Embryo über, und man übersieht alsdann leicht die zuerst vorhanden gewesene polare Localisation der Veränderung. [**45**]

Werden jüngst ausgeschlüpfte oder durch Scheerenschnitt etwas vor der Zeit zur Welt gebrachte Embryonen in dicke Lösung von Gummi arabicum gethan und durchströmt, so sieht man an den

den Electroden nächsten Stellen die Zellen sich runden, aber nur wenige abfallen; eine deutliche Grenze der veränderten Theile gegen ein unverändertes mittleres Feld ist jedoch nicht wahrnehmbar, obgleich gleichalterige Embryonen derselben Abkunft, zur Probe in Wasser durchströmt, ein scharf begrenztes Aequatorfeld darbieten. In Wasserglas gelegte Embryonen bilden auch ohne Durchströmung sofort starke universelle Framboisie. Ist das Wasserglas aber beim Einlegen des Embryo schon durchströmt, so ist die alsdann auch in längerer Zeit eintretende Epithelablösung nur gering, so dass zu schliessen ist, die Epithelzellen werden jetzt meist sofort getödtet, ehe sie noch Zeit hatten, sich in sich selber zusammenzuziehen. Die bei der Framboisia minor von den Embryonen abgefallenen Epithelzellen werden gewöhnlich durch typische Strömungen an zwei Stellen der Umgebung des Embryo angehäuft, nämlich in der Umgebung der Schwanzspitze und in der Umgebung der beiden, dicht bei einander befindlichen Haftnäpfe.

Die Breite des Aequatorgürtels der Embryonen wächst ceteris paribus mit der in Richtung des Stromes gemessenen Länge des Embryo, (also mit l. cos. α, wenn α den Winkel zwischen Stromrichtung und Embryo bezeichnet); dieses Wachsthum ist aber keineswegs proportional dieser Länge; das geht auch schon daraus hervor, dass der Aequator meist parallel contourirt ist, obgleich die Embryonen an beiden Seiten convex sind. Die Breite des Aequatorgürtels steht also nicht etwa in einem bestimmten Verhältniss zu der von jedem Stromfaden durchsetzten intraembryonalen Länge, sondern mehr zu Verhältnissen der äusseren Configuration.

[**46**] Die Breite des Aequatorgürtels der Embryonen nimmt ferner mit Abnahme der Stromstärke zu. Bei schwächerem Strom werden also ceteris paribus die Polfelder kleiner, während der Aequatorgürtel entsprechend an Breite gewinnt, so dass schliesslich blos noch die beiden äussersten, den Electroden zugewandten Enden die Framboisie darbieten. Bei weiterer Stromschwächung ist dann keine „morphologische“ Wirkung, also keine gestaltliche Veränderung mehr wahrnehmbar, sondern es finden an schon

genügend weit entwickelten Embryonen blos Zuckungen statt. Dieses dem früher über die Eier Mitgetheilten entsprechende Verhalten der Embryonen bekundet also wiederum, dass nur Ströme von gewisser Stärke die geschilderte morphologische Polarisation der bezüglichen durchströmten organischen Körper hervorbringen, während schwächere Ströme ohne eine solche deletäre Polarisation zu bewirken diese Körper durchfliessen. Die Breite des Aequatorgürtels ist aber ausserdem auch erheblich von der Gestalt des Embryo abhängig.

Für die Lage des Aequatorbandes am Embryo zeigt sich unter Anderem von Bedeutung, dass das mit einer Spitze gegen die nächste Electrode gerichtete, caudale Polfeld in Richtung des Stromes länger ist, als das eine stumpfere Form der Electrode zuwendende andere, cephale Polfeld. Die Wirkung dieser Componente ist sehr bedeutend.

Die Intensität der im Bereiche der Polfelder stattfindenden Veränderungen ist ausser durch die Intensität des Stromes und die Dauer seiner Einwirkung wesentlich wiederum durch die Gestalt, sowie durch die Richtung der Flächen zu den Stromfäden bestimmt. Gegen die Electrode gewendete Spitzen werden eher und stärker verändert als stumpfere Flächen.

Wenn man sich die Richtung der Stromfäden von einer Electrode aus vorstellt, so sieht man, dass die dieser Electrode zugewendeten Flächen des nach ihr hin gelegenen Stückes des Embryo, welche also direct von den aus der Flüssigkeit in den Embryo „eintretenden“ Stromfäden getroffen werden, eine stärkere Veränderung erfahren, als die hinter Vorsprüngen des Embryo gelegenen, demselben Polfeld zugehörigen Oberflächen. Dieser *Stromschatten* beweist zugleich, dass die im Bereiche der Polfelder beobachteten Veränderungen durch den Ein- resp. Austritt [**47**] der Stromfäden veranlasst werden. Der Stromschatten ist sehr ausgesprochen; aber die räumliche Ausdehnung seines Gebietes entspricht nicht dem Schatten, den die zuerst von den Stromfäden des Electrolyten getroffenen Flächen in Richtung dieser Fäden werfen würden; sondern das der geringeren Veränderung nach als im Stromschatten befindlich zu erkennende Gebiet ist kleiner, was auf den

Eintritt seitlicher Stromfäden, also auf Ablenkung derselben von ihrer eigentlichen Richtung hinweist.

Auch mehrere bis zur Berührung zusammengedrängte und quer oder schräg zur Richtung der Berührungsflächen durchströmte Embryonen werfen auf einander einen Stromschatten.

Die Richtung des Aequatorgürtels, respective seiner beiden Grenzlinien weicht bei den complicirter gestalteten Embryonen sehr erheblich von den Niveaulinien des umgebenden homogenen electrischen Feldes ab; diese Abweichungen sind bei jungen, noch schwanzlosen aber cephal und caudal verdickten, sowie an schon mit dem Schwanzstummel versehenen, aber in Folge Raummangels in der Gallerthülle seitwärts gebogenen Embryonen erheblicher als bei etwas älteren, freien, schon gestreckten und ausser den Kiemen keine grösseren Verwölbungen besitzenden Embryonen. Letztere lassen bei Stellung in Richtung der Stromlinien oder der Niveauflächen wieder deutlich die Annäherung der Aequatorränder an die bei „kugeligen" Gebilden (Eiern, Morulae und Blastulae) gewonnenen Potentialniveaucurven erkennen; bei diesen Stellungen gewinnt man auch an den complicirter gestalteten jüngeren Embryonen noch bezüglich gerichtete Aequatorgürtel; aber die Abweichungen sind doch schon erheblicher.

Bei schiefer Lage der Embryonen zu den Stromlinien erhält das Aequatorband mannigfach gebogenen Verlauf. Es können ferner an einem in der Mitte eingeschnürten Embryo zwei wohl contourirte nicht sichtbar veränderte Aequatorbänder auftreten. Auch Stücke von lebend zerschnittenen Embryonen zeigen eine den mitgetheilten Regeln annähernd entsprechende Polarisirung und in den Polfeldern die Framboisia minor; aber wenn die Schnittfläche der Electrode zugewendet ist, wird von der Seitenfläche fast blos der anstossende Epithelrand verändert.

Desgleichen bieten unvollkommen zertheilte Embryonen ausserordent- [**48**] lich mannigfach gestaltete Polfelder dar. Das Genauere dieser Verhältnisse kann nur an der Hand von Abbildungen mitgetheilt werden und verdient vorher noch weitere Beobachtung. Wesentlich ist noch, dass an Embryonen mit umgebogenem

Schwanze, die Umbiegungsstelle in ihrem, auf den mittleren Stromfaden bezogen, lateralen Theil kein Aequatoralband enthält, was wiederum wohl durch seitlich eindringende Stromfäden bedingt ist.

Da bei der polarisirenden Wirkung des Stromes voraussichtlich auch die Differenz des Leitungsvermögens der organischen Körper und des Menstruums von Bedeutung ist, so variirte ich letzteres, indem ich es mehr der Leitungsfähigkeit der Eier zu nähern suchte. Ich verwandte zunächst, wie schon oben mitgetheilt, gesättigte Lösungen von Kochsalz, von Borsäure und von Borax; in all diesen Lösungen ging an vorher in Wasser gelegenen, noch in ihrer Gallerthülle befindlichen Froscheiern die Bildung der Polfelder vor sich. Da aus ihrer Gallerthülle ausgeschlüpfte Embryonen beim Einlegen in Wasserglas oder in auch nur 5%ige Kochsalzlösung auch ohne Durchströmung sofort universelle Framboisia minor ausbilden, so sind sie zur Prüfung der Wirkung des Stromes bei diesem Menstruum nicht zu gebrauchen.

Die gesättigte Kochsalzlösung hat von den angewandten Lösungen das beste Leitungsvermögen. Aber es ist wohl daran zu denken, dass die an verschiedenen Salzen so reichen Eier vielleicht noch besser leiten; daher versuchte ich 30%ige Schwefelsäure, die ein drei Mal besseres Leitungsvermögen als gesättigte Kochsalzlösung und überhaupt das beste Leitungsvermögen von allen wässerigen Flüssigkeiten hat. Wenn die Schwefelsäure erheblich besser leitet als die Eier, dann durfte meiner Meinung nach keine Polarisation an ihnen entstehen. Beim Versuch ergab sich zunächst, dass die Schwefelsäure, ein starkes Gift für das Ei, schon nach 30 Secunden die 2—3 mm dicke gequollene Gallerthülle durchsetzt. Daher verstärkte ich die Versuchsanordnung ad maximum, so dass an Eiern, welche in Wasser durchströmt wurden, schon nach 5 Secunden die Polfelder zu sehen waren. Danach liessen befruchtete Eier von Rana fusca, 20 Secunden lang in 30 vol. procentiger Schwefelsäure durchströmt, keine sicher feststellbare Polarisation erkennen, obschon [**49**] sie bei gleich darauf vorgenommener Durchströmung in Wasser innerhalb kürzerer Zeit schön ausgeprägte Polfelder, aber nur von einer für diese starke Anordnung auffallenden

Kleinheit entwickelten. Wenn ein in 30 vol. procentiger Schwefel säure schwimmendes Ei mit seiner Gallerthülle direct die Electrode berührt, so scheint eine Spur der Polfelderbildung an ihm stattzufinden.

Auch bei eine Minute dauernder Durchströmung in 30, ebenso wie noch in 5 vol. procentiger Schwefelsäurelösung entsteht keine deutlich sichtbare Polarisation. In 4 vol. procentiger Schwefelsäure scheint schon eine schwache Polfelderbildung aufzutreten.

In 2 vol. procentiger Schwefelsäurelösung werden dagegen nach längerer Durchströmung deutliche, grobgefleckte, aber für die angewandte Stromstärke nur sehr kleine Polfelder gebildet.

Es war nicht zu beurtheilen, ob die Polfelder so klein sind, weil nur so wenig Stromfäden aus dem Menstruum in das Ei treten, oder weil die Eier durch die Schwefelsäure gelitten haben.

In blos 1 vol. procentiger Lösung entstehen die Polfelder noch langsam; die wieder grobe, weisse Fleckung breitet sich sehr allmählich von den den Electroden zugewendetsten Theilen der Eier aus, und die am Rande des Polfeldes befindlichen Flecke verlängern sich in zum Pole radiärer Richtung und bilden so einen typischen Kranz. Am Aequator zieht sich wieder das Pigment von den Rändern gegen die Mitte zurück. Die Polfelder entwickeln sich aber seitlich am Eie meist nicht mehr bis zu der den Niveaulinien entsprechenden Ausdehnung und stellen somit zwei um die Pole selber centrirte Kappen des Eies dar, ein Verhalten, welches ich wieder, wie schon früher an durch verzögerte Laichung geschädigten Eiern, für eine abnorme Reactionshemmung halte. In $^1/_2$ vol. procentiger Schwefelsäure zeigt sich wesentlich das gleiche Verhalten. — Messungen des Leitungsvermögens der Eier im Vergleich mit dem Leitungsvermögen der 5 vol. procentigen Schwefelsäure können erkennen lassen, bei wie viel grösserem Leitungsvermögen des Menstruums als dem der Eier die Polarisation derselben in Folge Durchströmung mit einem Strome von an sich geeigneter Stärke eben noch entsteht (s. S. 601).

2. Weitere polarisirende Wirkung des „galvanischen“ Stromes auf Froscheier und -Embryonen.

[50] Herr College Wassmuth, der interimistische Leiter des k. k. physikalischen Institutes, war so freundlich, mir 15 Bunsen'sche Elemente von 20 cm Höhe zu leihen. Der mit diesen Elementen erzeugte Strom wurde auf die jetzt allein vorhandenen, im Allgemeinen viel empfindlicheren Eier des grünen Wasserfrosches, Rana esculenta, angewandt und liess bei Nebeneinanderschaltung, wie erwartet, auch bei starker Versuchsanordnung (kleine Schale, Abstand der Electroden von blos 1,6 cm) innerhalb drei Minuten keine Wirkung, weder auf die Eier noch auf die Gallerthüllen derselben erkennen. Daher wurde weiterhin nur noch mit hintereinandergeschalteten Elementen experimentirt unter Gewinnung folgender Ergebnisse:

Die Wirkung dieses Stromes auf die Gallerthüllen und auf die befruchteten Eier entspricht wesentlich der früher mitgetheilten Wirkung des mit der Gleichstrom-Dynamomaschine erzeugten Stromes. Zuerst entstehen wieder die gegen die positive Electrode (Anode) hin gewendeten anodischen oder positiven Polfelder. Von oben gesehen, wird der Bereich dieses Feldes am noch ungetheilten Eie auf einmal leicht graulich, trüb, darauf sogleich hellbraun, und grenzt sich oben durch eine deutliche Furche ab; darauf steigt ein, gewöhnlich zungenförmiger Strom der hellbraunen Substanz auf und breitet sich oben bohnenförmig aus, verschwindet aber einige Zeit nach der Stromunterbrechung oder beim sofortigen, behufs Fixation vorgenommenen Kochen in den meisten Fällen, wohl durch Vertheilen der ausgetretenen Substanz im Eiwasser, wieder. Die Besichtigung der aus der Hülle ausgeschälten Eier zeigt das positive Polfeld unten mit hellen Flecken bedeckt, die durch ein eckig-maschiges Netz schwarzbrauner Linien getrennt sind. Dieses anodische Polfeld stellt in seiner Gestalt einen Kugelabschnitt dar und setzt sich durch seinen oberen, vorspringenden Rand von dem übrigen, oft in Richtung des Stromes deutlich verlängerten, mit einigen leichten Längsfurchen und entsprechenden Wülsten versehenen Theil des Eies ab. An letzterem Theil

findet sich, dem positiven entgegengesetzt, das oft kleinere, der negativen Electrode zugewendete „negative“ oder „kathodische“ Polfeld. Dasselbe entsteht später als das positive und ist durch noch rundliche helle Fleckchen, die kleiner sind als [**51**] die zuletzt eckigen Flecken des anodischen Feldes, charakterisirt; es hat meist keine deutliche Grenze; selten ist unten am Eie als Grenze eine dunkle Linie oder eine Reihe von Flecken vorhanden. Die Veränderungen sind viel geringer als am positiven Felde. Zwischen beiden Polfeldern liegt der in seiner Farbe meist unveränderte Aequatorgürtel. Das Ei ist oben manchmal abgeplattet.

An unbefruchteten Eiern ist die Wirkung des Gleichstroms wesentlich die gleiche; doch ist die „positive“ Niveaulinie gewöhnlich weiss und der anstossende Aequatorrand um so dunkler; manchmal ist jedoch auch eine schwarze anodische Niveaufurche vorhanden. Das anodische Polfeld kann rosettenartig ausgebogen sein. Das kathodische Polfeld ist mit weissen runden Flecken versehen und kann einer scharfen Grenze entbehren. Nach der Ausschälung und Härtung sah ich am Aequator und kathodischen Theile des Eies von dem einen auf den andern Theil übertretend, durch seichte Furchen getrennte Längswülste, von denen die beiden obersten in Richtung des Stromes, die mehr seitlichen aber etwas nach der Seite concav verliefen, beiderseits aber symmetrisch zu einander geordnet waren. Manchmal hat das kathodische Polfeld eine deutliche Grenze und ist auch eine besondere negative Niveaulinie vorhanden. Die Summe der Niveaulinien bildet bei gleichmässiger Zusammenlagerung der Eier in der Schale wiederum deutliche Potentialniveauflächen.

Setzte ich die Electroden zuerst im Binnenraume der Schale auf und sodann am Rande derselben, wobei die neu zwischen die Electroden gelangten Stellen in zur früheren fast umgekehrten Richtung durchströmt wurden, so zeigten die Eier dieser Stellen dann jederseits ein Polfeld vom Charakter des anodischen Polfeldes, so dass sich also die beim Wechselstrom beobachteten Veränderungen leicht aus den alternirend in entgegengesetzten Richtungen erfolgenden Wirkungen des Gleichstroms ableiten lassen.

Die ursprünglich zwischen den Electroden gelegenen Eier dagegen liessen durch den zweiten, geschwächten Strom keine diesem Strom entsprechende Ausbildung von neuen Niveauringen nach aussen von den früheren erkennen.

Auch an Eiern, welche in der ersten und zweiten Theilung begriffen waren, traten wesentlich dieselben Veränderungen [**52**] durch den Gleichstrom auf; doch folgte der aufsteigende Substanzstrom den zufällig der positiven Electrode zugewendeten Furchen, und zwar zunächst getheilt als zwei Ströme, an jeder Wandungsfläche der Furche einen; später aber vereinigen sich die neben einander aufgestiegenen hellbraunen Massen.

An Gastrulae bewirkte der Gleichstrom nur geringe Veränderung: man sah ein leicht grau verfärbtes, aber grosses, kathodisches, ein anscheinend kleineres anodisches Polfeld, welche beide einen seine schwarze Farbe behaltenden, wenig scharf begrenzten Aequatorgürtel zwischen sich fassten. An den Polfeldern selbst entstand blos Rauhigkeit mit einigem Epithelabfall combinirt. Wenn bereits die Medullarplatte an der Gastrula vorhanden ist, so durchsetzt der Aequatorgürtel mit seinen, Niveauringe darstellenden Grenzen diese Anlage des Centralnervensystemes ohne jede Unterbrechung oder Richtungsänderung. Durch besondere Veränderungen ausgezeichnete Niveauringe oder gar Niveaufurchen entstehen gleichfalls nicht im Bereiche der Anlage des Centralnervensystemes.

Noch in der Gallerthülle befindliche Embryonen mit soeben geschlossenem Medullarrohr zeigten dieselben Veränderungen, aber intensiver, mit stärkerem Epithelabfall. Das positive Polfeld wurde zuerst weisslich, das negative schien wieder grösser. Schon ausgeschlüpfte, sogar mit Kiemenfäden versehene Embryonen bekamen unter Wirkung des Gleichstromes die beim Wechselstrom ausführlich nach Ausdehnung, Lage und Richtung erörterten Erscheinungen der Framboisia minor im Bereiche der Polfelder.

3. Wirkt der „Gleichstrom“ auf die Richtung der ersten Eitheilung?

Zur Vervollständigung des früher (S. 556) über die Wirkung des Stromes auf die Richtung der normalen ersten Thei-

lungsebene des Eies mitgetheilten, blos mit dem Wechselstrome angestellten Versuches, wiederholte ich jetzt dasselbe Experiment mit dem maximalen ertragenen Gleichstrom. Die Durchströmung begann zwei Stunden nach der Befruchtung und dauerte 1¼ Stunden bis zum Auftreten der ersten Furche. Der Strom war gerade so stark, dass die der Electrode nächsten Eier noch kleine Polfelder bildeten. Die ersten Furchen waren jedoch wieder wie beim Wechselstrom vollkommen atypisch gerichtet, und liessen somit trotz 1¼stündiger Wirkungsdauer [**53**] in ihrer Richtung keine Beziehung zu den Kraftlinien des Stromfeldes erkennen. Damit ist dargethan, dass auch der Gleichstrom als solcher[1]) auf die Richtung der ersten Theilung des Furchungskernes und des Eileibes eine bestimmende Wirkung nicht auszuüben vermag (s. S. 584).

4. Polarisirende Wirkung des Wechselstromes auf Organe des „erwachsenen" Frosches.

Bei Ausdehnung der Versuche mit dem Wechselstrom auf andere organische Objecte ergab sich zunächst ein positives Resultat an der noch lebenden *Gallenblase des Frosches*. Dieses annähernd kugelig gestaltete, 5—7 mm grosse Gebilde lieferte nach Unterbindung des Ausführungsganges, bei praller Füllung Polfelder, deren Grenzen typische Niveauflächen des umgebenden Electrolyten darstellen. Je nach der Dicke der Wandung kann man nach 1 bis 4 Minuten die den beiden Polen nächsten Theile durch grüne Farbe von dem blaugrauen Mittelstück sich abheben sehen; bei fortgesetzter Durchströmung breitet sich die diesen Farbenwechsel bedingende Exosmose der Galle weiter aus; die grünen Polfelder werden allmählich grösser, um dann, bei nicht zu starkem Strome auf gewisser Grösse stehen zu bleiben, so dass das zwischen ihnen gelegene unveränderte Aequatorband eine constante Breite

[[1]) Bei so starker Anwendung, dass etwas grössere Polfelder entstehen, ist es aber möglich, dass die dadurch veränderte Gestalt des übrigen, noch lebenden Theiles des Zellleibes die Theilungsrichtung beeinflusst (s. S. 555, 556, sowie 303).]

erhält, welche in einem umgekehrten Verhältniss zur Stromstärke steht. Ist die Anordnung sehr stark, so verschmelzen beide Polfelder zuletzt in der Mitte mit einander. Ist umgekehrt der Strom sehr schwach, so bleiben die Polfelder sehr klein, um bei gewisser Schwäche des Stromes überhaupt nicht zu entstehen. Ein so schwacher Strom durchfliesst dann also wieder den Gegenstand, ohne ihn in der beschriebenen sichtbaren Art zu polarisiren. Ist das Wasser ein wenig mit Schwefelsäure, wenn auch nur sehr schwach eingesäuert, so vollzieht sich die ganze Veränderung in wenigen Secunden und die Polfelder werden statt dunkel-, hellgrün.

Durchströmt man eine in Wasser durchströmte, bereits polarisirte Gallenblase zum zweiten Male rechtwinkelig zur früheren Richtung, so bildet sich, aber erst nach längerer Durchströmung als vorher, auf den jetzt polaren Seiten des Aequatorgürtels ein grünes Feld, jedoch blos in der Mitte des Aequatorbandes aus; die seitlichen Ränder, also die den Polfeldern der ersten Durchströmung anliegende Zone des Aequators, bleibt blaugrau, sie wird also nicht mehr diffusibel durch den Strom. Während Erwärmen einer lebenden Gallenblase auf [**54**] 52 ° C., wohl durch Tödtung des Epithels, bewirkt, dass schon nach 4 Minuten die ganze Gallenblase grün ist, waren auch dadurch die letzterwähnten, bei der zweiten Durchströmung unveränderlich gebliebenen Niveauringe nicht mehr für die Galle diffusibel zu machen (s. Taf. VIII, Fig. 12).

Die gleiche Reaction giebt die prallgefüllte, unterbundene *Gallenblase* ganz *junger Kaninchen*, wenn man sie quer oder schräg zum Strom stellt. Diese Gallenblasen sind länglich (9—11 mm lang, 2—3 mm dick). Bei Längseintheilung derselben im Strome konnte ich mit meinem Wechselstrom keinen scharf abgegrenzten Aequator mehr hervorbringen, wohl aber in den anderen genannten Einstellungen.

Bei schräger Einstellung entsteht das Polfeld jederseits zuerst an der der Electrode nächsten Stelle des gewölbten Endes der Blase und breitet sich von da aus längs der Seitenkanten sowie nach oben und unten aus, ohne aber das andere Ende der Blase zu

erreichen. Daraus ergiebt sich, dass an jedem seitlichen Ende blos ein Polfeld vorhanden ist, und dass der Aequator daselbst eine Stelle einnimmt, welche fast direct gegen eine Electrode gewendet ist. Die einander parallelen Grenzen der Polfelder entsprechen dabei nicht mehr, wie an der runden Gallenblase und an den runden Eiern des Frosches, den Niveaulinien des umgebenden electrischen Feldes, sondern sie entsprechen dem oben für die länglichen, aber sonst einfach gestalteten Embryonen Mitgetheilten.

Die Gallenblasen von Hühnern und Tauben sind sehr dickwandig; darauf beruht es vielleicht, dass ich auch nach Verkleinerung der Blase durch Abschnüren von Theilen derselben, keine deutlich abgegrenzten Polfelder erhielt, selbst nicht, nachdem ich ihre Wandung durch Einlegen in warmes Wasser geschwächt hatte.

Auch das Froschherz lässt bei derselben Versuchsanordnung eine polar localisirte Reaction erkennen. Die Polabschnitte werden tonisch contrahirt und sind daher blass, die nicht contrahirte rothe Aequatorscheibe lässt annähernd die Richtung von Niveauflächen hervortreten, besonders deutlich, wenn man drei Herzen zugleich in concavem Bogen um eine Electrode gruppirt. Das Herz mag seine Spitze, Basis oder eine Seitenfläche der Electrode zuwenden, die drei Aequatorscheiben, von denen jede durch die ganze Herzsubstanz durchgeht, bilden zusammen [**55**] ziemlich gut die Krümmung der Potentialniveauflächen dieser Stelle des electrischen Feldes. Doch liegt hier keine morphologische, dauernde, sondern nur eine functionelle polar localisirte Veränderung vor, beruhend auf der polaren Muskelerregung im Sinne von Hering, Biedermann u. A. Immerhin ist für uns die übereinstimmende Localisation von Interesse, wenngleich diese Localisation zum Theil anders bedingt sich zeigt, indem sie auch auf die Schattenseiten übergreift. (Ueber die Methode dieses Versuches siehe S. 606.)

Nach diesen Befunden lag natürlich die Vermuthung nahe, dass vielleicht auch in anderen organischen, lebenden oder todten Gebilden, wenn nicht auch in anorganischen Körpern der electrische Strom bei geeigneter Spannung und Stärke für die Qualität und Grösse des durchströmten Objectes und für die Grösse der Differenz des Leitungs-

vermögens zwischen Menstruum und Object eine der beschriebenen entsprechende sichtbare Polarisation unter Zerlegung des Objectes in zwei Polabschnitte intensiverer Wirkung und einen zwischen ihnen gelegenen Abschnitt geringster Wirkung, eventuell noch unter besonderer Aeusserung an den oberflächlichen Grenzlinien der drei Abschnitte hervorbringt. Es ist aber nicht zu erwarten, dass alle lebenden Objecte vermögen, so sichtbar darauf zu reagiren, wie die Froscheier es durch Bildung veränderter Polfelder und Bildung besonders gefärbter Niveaugrenzlinien, resp. wirklicher Furchen thun, wie es ferner die jungen Froschembryonen durch das Verhalten der Epithelzellen, sich in sich zu contrahiren und daher den epithelialen Verband zu lösen bekunden, wie sie die Wandung der Gallenblase durch ihre Eigenschaft im Bereiche der Polfelder sehr diffusibel, im Bereiche der Niveaulinien aber impermeabel zu werden erkennen lässt, und wie es das Froschherz durch Contraction im ganzen Bereiche der Polabschnitte thut.

Obschon zu vermuthen ist, dass alle Organe des erwachsenen Frosches und anderer erwachsener Wirbelthiere von den Physiologen dem electrischen Strom unterworfen worden sind, ohne dass jedoch ein hieher gehöriges Resultat mir bekannt wäre, so veranlasste mich doch der neue Befund an der Gallenblase, diese Prüfung mit meinem Strom und meiner Versuchsanordnung nochmals vorzunehmen. Ich durchströmte daher mit dem Wechselstrom die Milz, Stücke der Leber, der [**56**] Haut, der Nerven und das Auge, ohne dass eine „sichtbare“ polare Veränderung auftrat.

Um eventuell entstandene unsichtbare Verschiedenheiten nachträglich sichtbar zu machen, legte ich die Organe in die zur Färbung der Gewebe üblichen Farbstofflösungen, indess ohne Erfolg. Auch wenn die Organe schon während der Durchströmung in der Farbstofflösung lagen, war keine polare Färbungsdifferenz bei der blossen Loupenbesichtigung wahrzunehmen. Die microscopische Untersuchung der Objecte steht noch aus.

Desgleichen liessen mit Farbstofflösung prall gefüllte abgeschnürte Theile der Harnblase und der Lunge des

Frosches nach der Durchströmung keine polar localisirten Veränderungen erkennen.

III. Abschnitt.

Weitere polarisirende Wirkungen auf lebende Objecte.

Einleitung.

Nachdem in den vorstehenden beiden Mittheilungen einige neue Erscheinungen in der Reihenfolge ihrer Ermittelung vorgeführt worden sind, ist es unsere Aufgabe, ihnen ihren Platz unter den Gruppen bereits bekannter Erscheinungen anzuweisen. Da kann wohl kein Zweifel sein, dass wir es in diesen typisch gestalteten Reactionen der Froscheier und -Embryonen auf den electrischen Strom mit Veränderungen zu thun haben, die sich trotz mannigfacher neuer, fremder Züge auf's Engste an die Entdeckung W. KÜHNE's[1]) anschliessen, dass die Protisten durch den electrischen Strom polar erregt und eventuell auf der Polseite zerstört werden.

Reizte KÜHNE eine Amöbe mit dem Gleichstrom, so wurde der der Anode zugewendete Theil der Amöbe trüb und verwandelte sich in eine wie körniger Sago aussehende Substanz. Der der Kathode zugewendete Theil dagegen zeigte in seinem Innern und an seiner Oberfläche vielfache Blasenbildung. Auch die von KÜHNE beobachtete, nicht deutlich polare Reaction der Amöbe auf den Inductionsstrom ist für uns von Bedeutung. Wurde eine Amöbe wiederholt mit nicht zu starken Inductionsströmen gereizt, so contrahirte sie sich zu einer bewegungslosen Kugel, welche undurchsichtig und trüb wurde und endlich einen kugelig geronnenen Klumpen darstellte. Bei Reizung mit einem [**57**] starken Strom platzte das Thier und entleerte seinen Inhalt zum grossen Theil.

Noch bedeutsamer sind für uns die Beobachtungen W. KÜHNE's an Actinosphaerium Eichhornii (loco cit. S. 56 u. f.). Auf Einwirkung

[1]) W. KÜHNE, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. Leipzig 1864.

eines schwachen Inductionsstromes werden bei diesem Protist blos die gegen die Electroden gewendeten Fortsätze eingezogen, während die seitlich am Thier entspringenden, rechtwinkelig zum Strom orientirten Fortsätze unverändert bleiben. Auch zerplatzen nur auf den Polseiten des Thieres die Blasen der Rindensubstanz desselben. Wo der Strom eintritt, ist selbst bei minimaler Reizung die Erscheinung ebenso wie da, wo er austritt; und nur diejenigen Randtheile, deren Strahlen rechtwinkelig zur Stromrichtung stehen, bedürfen mächtigerer Reizungen, um in Bewegung zu gerathen (S. 59). Im Gleichstrom wird der der Anode zugewendete Theil des Organismus eingeschmolzen, zerfällt zu einem Brei, während der kathodische Theil (beim Einschleichen in den Strom) unverändert bleibt. Beim raschen Stromschluss sowie beim Unterbrechen des Stromes fand an diesem Theile Einziehung der Pseudopodien und Platzen einiger Blasen statt. Die zum Strome rechtwinkelig stehenden Strahlen bleiben jedoch auf dem wohlerhaltenen seitlichen Rande des Protist stehen, sofern nicht besonders starke Ströme verwendet werden. Ausser der Einziehung der Pseudopodien, dem Zerplatzen der Blasen führt Kühne auch den Zerfall auf der Anodenseite des Thieres auf Contraction des Protoplasmas zurück.

Auch für Nerven und Muskeln ist die polare Localisation der electrischen Erregung dargethan. Pflüger, v. Bezold, Engelmann, Hering, Biedermann u. A. haben das Gesetz erwiesen, dass die Erregung bei der Schliessung des galvanischen Stromes von der Kathode, bei Oeffnung von der Anode ausgeht.

Der in diesen Angaben sich aussprechende Gegensatz zwischen der specifischen Localisation der Schliessungs- und Oeffnungserregung an den Polen bei dem erwähnten Protist gegenüber dem Verhalten der Nerven und Muskeln wurde bestätigt durch eine jüngste Arbeit Max Verworn's [1]), welcher [**58**] Autor an einer ganzen Reihe von Protisten die Angabe Kühne's bestätigte. Doch fand er auch einige Flagellaten und Ciliaten, welche nebst den Bacterien auf der Kathoden-

1) M. Verworn, Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflüger's Archiv für Physiologie Bd. 45 u. 46.

seite die Schliessungserregung darbieten. Bei Anwendung des Inductionsstromes beobachtete VERWORN gleich KÜHNE auf beiden Polseiten einen körnigen Zerfall, während der mittlere Theil des einzelligen Organismus zunächst unverändert blieb.

Meine mitgetheilten Versuche mit dem Gleichstrom zeigten, dass die Froscheier ähnlich Actinosphärium bei geschlossenem Strome zuerst und am stärksten auf der Anodenseite alterirt werden, und dass erst erheblich später eine weniger starke und oft weniger scharf begrenzte Veränderung auf der Kathodenseite stattfindet.

Ueber die besondere Wirkung des Stromschlusses, respective der Stromunterbrechung habe ich keine Versuche gemacht, was bei der von mir beobachteten Reactionsweise wohl auch schwerer möglich gewesen wäre, immerhin aber durch Ein- und Ausschleichen hätte geschehen können.

Meine Versuche sollen nicht die Beispiele über die specielle Localisation der Schliessungs- oder Oeffnungsveränderung auf die Kathoden- oder Anodenseite vermehren; sondern der Schwerpunct derselben liegt in der neuen Art der Reaction eines auch noch nicht als reactionsfähig bekannt gewesenen lebenden Materiales, besonders aber in der scharf umgrenzten, typisch gestalteten Localisation dieser Reaction, welche letztere bei unserem Material so scharf umschrieben, so bestimmt gestaltet auftritt, dass sie unwillkürlich zur eingehenderen Betrachtung und zur Frage nach ihren Ursachen auffordert und vielleicht auch den Physiologen Gelegenheit geben wird, den Ursachen der polaren Natur der electrischen Erregung etwas näher zu treten.

Es wird zunächst unsere Aufgabe sein, die Ausdehnung des Vorkommens bezüglicher Veränderungen des Weiteren zu ermitteln und zugleich festzustellen, ob etwa noch Variationen der Art und Localisation auftreten, welche uns einen weiteren Blick in das Wesen der Vorgänge zu thun gestatten.

Da jedoch die besprochenen Reactionen embryonaler Protoplasten auf den electrischen Strom mit denjenigen Vorgängen, auf welchen die mich speciell angehenden, normalen Gestal- [**59**] tungen der Orga-

nismen beruhen, nur in geringer Beziehung zu stehen scheinen, so beabsichtige ich nicht, die neuen Erscheinungen bis in's Letztmögliche zu verfolgen.

Erläuterung einiger Termini technici.

Ehe wir weiterschreiten, seien einige Termini erläutert, deren Gebrauch die Darstellung in diesem grösseren Abschnitte verkürzen wird.

Unter den *Polen* eines durchströmten Gebildes wird jederseits die der Electrode dieser Seite nächste, also gegen die Electrode vorspringende Stelle verstanden. Die *Polseiten* sind die gegen die Electroden gewendeten Seiten eines Gebildes. Als *Polmeridiane* werden die über die Oberfläche des betreffenden Gebildes von Pol zu Pol gezogenen Linien minimaler Krümmung benannt. Das *Polfeld* bezeichnet den Pol und dessen Umgebung, wenn, respective soweit die Theile durch den Strom polar verändert worden sind. *Polabschnitt* sei der Abschnitt des durchströmten Objectes, der etwa durch eine Fläche minimaler Krümmung abgetrennt wird, welche durch die Grenzlinie oder, wenn sie vorhanden ist, durch die Grenzfurche des Polfeldes hindurch gelegt werden kann. Die beiden Flächen fassen zwischen sich die *Aequatorscheibe*. Wenn vom *Aequator* gesprochen wird, so ist immer der von den Polfeldern flankirte mittlere Theil der Oberfläche des durchströmten Gebildes, also genauer der *electrische Aequator* gemeint; und unter der Breite des Aequators verstehen wir seine Ausdehnung in Richtung des Stromes. Da letzterer bei unserer wagrechten Anordnung der Electroden zu einander, und bei der wagrechten Stellung unserer Schalen immer in wagrechter Richtung verläuft, so ist der Aequator, soweit er Niveauflächenrichtung des ganzen Feldes hat, immer senkrecht orientirt.

Bei Anwendung des Gleichstroms wird das der Anode zugewendete Polfeld als positives oder anodisches, das der Kathode zugewendete als negatives oder kathodisches Polfeld der Kürze halber bezeichnet, ohne dass damit irgend etwas über die anodische oder kathodische Natur dieser Polfelder angedeutet sein soll. Dasselbe gilt von der Bezeichnung der beiden Polseiten eines Gebildes.

Von dem „electrischen Aequator" ist zu unterscheiden der Eiäquator, worunter man am Frosch- und Tritonei die, bei [**60**] gewöhnlicher Einstellung des Eies wagrechte Grenzzone des oberen, pigmentirten: braunen oder schwarzen, mehr protoplasmatischen und daher specifisch leichteren Eiabschnittes gegen den unteren, hellen, mehr aus den specifisch schwereren Dotterkörnern gebildeten, bald grösseren, bald kleineren Eiabschnitt versteht. Diese beiden, gewöhnlich ungleich grossen Eiabschnitte werden als obere, braune oder dunkle, und untere oder helle Hemisphäre bezeichnet. Unter Eiaxe versteht man die gerade Verbindungslinie der Mittelpuncte der Oberflächen beider Hemisphären.

Ferner seien noch einige Termini der ersten Entwickelungsstufen kurz erläutert. Das in eine grössere Zahl von abgerundeten und entsprechend nach aussen sich vorwölbenden Zellen zertheilte Ei führt wegen seiner Aehnlichkeit mit einer Maulbeere den Namen Morula. Es hat in seinem Innern eine kleine Höhle. Ist diese Höhle gross geworden, so heisst das Ei Keimblase s. Blastula; dabei sind zugleich die Zellen mehr aneinander und nach aussen abgeplattet und so klein, dass man sie mit unbewaffnetem Auge nicht mehr gut erkennt. Das nächste, gleichfalls noch kugelig gestaltete Stadium heisst Bauchlarve s. Gastrula und entsteht unter Bildung einer neuen, mit der Aussenwelt communicirenden Höhle im Innern; die Mündung dieser Höhle heisst der Urmund. Danach wird aussen eine lange Furche am Ei gebildet, die Medullarfurche, deren beide Ränder sich einander nähern, schliesslich vereinigen. Das so aus der inneren Wandung der Furche hervorgegangene Rohr ist das Medullarrohr, die Anlage des Centralnervensystems. Diese Entwickelungsstufe führt bereits den Namen Embryo. Derselbe ist nicht mehr kugelig, sondern länglich und an den Seiten abgeplattet; er besteht schon aus drei Keimblättern, dem äusseren oder Ectoblast, dessen das Medullarrohr bildender Theil als Medullarplatte bezeichnet wird, zweitens dem inneren oder Entoblast, welches die Auskleidung des Darmcanals und seiner Derivate bildet; und zwischen diesen beiden Blättern findet sich das mittlere Keimblatt oder das Mesoderm. Die weiterhin mitgetheilten Versuche an Froscheiern er-

strecken sich allein auf den grünen Wasserfrosch (Rana esculenta), der aus dem Etschthal bezogen war, da die zu den Versuchen der früheren Mittheilungen fast ausschliesslich [**61**] verwendeten Eier des braunen Grasfrosches (Rana fusca) nicht mehr brauchbar waren.

Für gewöhnlich wurde mit dem Wechselstrom gearbeitet; daher ist immer da, wo einfach von Strom die Rede ist, der Wechselstrom gemeint. Da die Herrichtung der BUNSEN'schen Batterie natürlich besondere Umstände und Kosten verursachte, so wurden mit diesem Gleichstrom nur wenige Versuche gemacht.

Erst später gelang es mir, eine Einrichtung zu treffen, um aus dem mir zur steten Verfügung stehenden Wechselstrom einen Gleichstrom zu gewinnen; was eine grosse Bequemlichkeit darstellt. Indess besitzt der Apparat noch Mängel, deren Beseitigung zunächst anzustreben ist[1]).

Die Durchströmung fand, wenn nicht anders vermerkt, in runden Glasschalen und in Wasserleitungswasser statt. Das Instrumentarium bestand in Platinelectroden, einem Stromschalter, einem etwas träg reagirenden Federbart-Galvanoscop, welches nur grobe Schätzungen der Stromstärke von $^{1}/_{10}$ Ampère uud darüber gestattete, so dass es bei den grossen Widerständen meiner Objecte

[1]) Die Entdeckung dieser Methode der Gewinnung eines Gleichstromes aus einem Wechselstrom knüpft an eine zufällige Beobachtung an. Ich hatte in den starken Wechselstrom meines Institutes zur Abschwächung eine Schale mit schwacher Kochsalzlösung eingeschaltet und bemerkte in der Beobachtungsschale auf einmal, dass der metallische Intraelectrolyt blos auf einer Seite ein dunkles Polfeld bildete, während gleichzeitig von den Electroden der ersteren Schale in Folge von Erhitzung ein Ton ausging.

Ich leitete daher zur Verbesserung der Anordnung den Wechselstrom durch einen WAGNER'schen Hammer und fand bald mit der Schraube eine Einstellung desselben, bei welcher die Umgebung des einen von beiden in Phenolphthaleinlösung getauchten Electroden sich röthete. Der so gewonnene Gleichstrom ändert aber leicht seine Richtung, zumal bei plötzlicher Aenderung des Leitungswiderstandes. Dieser Fehler wird gemildert, wenn man den Wechselstrom durch zwei WAGNER'sche Hämmer laufen lässt.

Die Messung mit Ampèremeter und Voltameter ergaben, dass der Wechselstrom beim Passiren des Hammers um 32% geschwächt wurde und dass von dem übrigen Strom 57% Gleichstrom aber 43% noch Wechselstrom waren.

Man gewinnt also mit dieser Methode keinen reinen Gleichstrom, auch ist er intermittirend; aber vielleicht hat er physiologisch interessante Wirkungen?]

meist nicht reagirte, und einem Ampèremeter mit Theilung von 1—12 Ampères. Die Verwendung letzterer beiden Instrumente, sowie der BUNSEN'schen Elemente verdanke ich der Güte des Herrn Collegen WASSMUTH, des interimistischen Vorstandes des k. k. physicalischen Institutes der Universität. Leider erst gegen den Schluss der Untersuchungen liess ich mich herbei, ein Horizontalgalvanometer von REINIGER, GEBBERT und SCHALL in Erlangen, welches von $^1/_{10}$—5 Milliampère getheilt ist, sowie oblonge Glasschalen anzuschaffen, womit dann manche, neuen Aufschluss gewährende Versuche ermöglicht wurden.

Wirkung des Wechselstromes auf Aethalium septicum.

An Protisten begonnene Versuche gab ich sofort als unnöthig auf, nachdem ich die oben citirten ausgedehnten Untersuchungen VERWORN's kennen gelernt hatte. Ich theile daher nur einige Versuche an dem gleichfalls von VERWORN geprüften Aethalium septicum mit, obschon ich von diesem Materiale noch nicht das geeignete Entwickelungsstadium angetroffen hatte, und daher nur einige, zum Theile eigentlich nicht hieher gehörige Beobachtungen an ihm gemacht habe.

Ich fand, dass die aus der Lohe nach dem Regen entnommenen Theile der Lohblüthe sich sehr verschieden gegen den [**62**] Wechselstrom verhalten. An Stückchen mit amöboiden Fortsätzen wurde manchmal beim Stromschluss die Rinde jedes freien Fortsatzes gesprengt, und während der Dauer des Stromes fand ein Ausströmen von Inhalt statt, welches mit der Stromunterbrechung cessirte, mit dem neuen Schlusse wieder einsetzte. Bei anderen, anscheinend gleichen Fortsätzen blieb jedoch diese Reaction aus. Blos einmal trotz vieler Versuche beobachtete ich an zwei solchen Fortsätzen auf der, einer Electrode zugewendeten Seite unmittelbar nach dem Stromschlusse eine Bildung von Kerben und danach von glänzenden Körnern von 3,5 μ Grösse an dieser Stelle der 35—70 μ messenden Fortsätze eines Klumpens von 0,4 mm Durchmesser. Später trat blasige Entartung dieser Fortsätze ein. Die Protoplasmakörnchen mancher Fortsätze werden

während des Durchströmens stärker sichtbar, anscheinend durch Aufhören eines nach der Durchströmung vorhandenen minimalen Zitterns der Substanz. Aehnlich giebt W. Kühne (l. c. p. 31) an, dass bei der Durchströmung der Amöben mit dem Inductionsstrome die Körnchenbewegung in denselben aufhört.

Nicht selten findet man durch dunkle Körner schwach bräunlich gefärbte Protoplasmakugeln von 84—100 μ, die sich während der Durchströmung durch zwei parallele Furchen einschnüren, sodass ein der unten mitgetheilten Anfangsreaction der Fischeier sehr ähnliches Bild entsteht; jedoch kommen bei Aethalium diese Bildungen auch ohne Durchströmung häufig vor.

Wirkung des Wechselstromes auf Hydra fusca.

Von wirbellosen Metazoen prüfte ich nur das Verhalten der Hydra fusca an einigen Exemplaren, welche ich der Güte des Herrn Collegen von Lendenfeld verdanke. Sie reagirten gleichfalls deutlich polar. An den direct bestrahlten Polseiten fand Contraction der Zellen unter Entleerung ihres Inhaltes statt; ein Vorgang, dessen allmähliches, von beiden Polen ausgehendes räumliches Weiterschreiten am Thiere bei wiederholten momentanen Stromschliessungen deutlich verfolgt werden konnte. Die Zellen der Aequatorgegend blieben längere Zeit unversehrt. In den Polfeldern fand zuerst eine Schichtensonderung statt, welche genauere Untersuchung verdient.

Wirkung des „Wechselstromes“ auf Rana esculenta.

1. Wirkt der „Wechselstrom“ auf die Besamungsrichtung und auf die Copulationsrichtung?

[**63**] Zu den Amphibien zurückkehrend, sei zunächst als Fortsetzung der Ausgangsbestrebungen der vorliegenden Untersuchung über einige Versuche zur Ermittelung eventueller Einwirkung des Wechselstromes auf die Besamungsrichtung des Eies, sowie auf die Copulationsrichtung des Eikernes und Samenkernes berichtet, wobei

zugleich auch eine für unsere zweite Aufgabe wichtige Beobachtung gemacht wurde.

Um nicht etwa einen Einfluss des Wechselstromes blos auf die Bewegung der Samenkörper innerhalb der Gallerthülle der Froscheier festzustellen, da das „zuerst" an der schwarzen Eirinde ankommende Samenthierchen das Froschei befruchtet, sondern um den Einfluss des Stromes auf die Besamung des Eies zu ermitteln, wurden Eier des grünen Frosches erst zehn Minuten nach der Begiessung mit Samen (also zu einer Zeit, da die Samenkörper die Gallerthülle schon bald durchdrungen haben und an das Ei selber gelangen) mit dem, durch Einschaltung der 81 cm langen, mit $^1/_4$ procentiger Kochsalzlösung gefüllten Röhre geschwächten Strom in constanter Richtung durchströmt. Es konnte sich dabei herausstellen, dass etwa die Samenkörper leichter an den Polen oder an dem electrischen Aequator eintreten, was daran zu erkennen gewesen sein würde, dass die später auftretende erste Theilungsebene des Eies durch diese Stelle hindurch ginge; denn ich habe früher experimentell nachgewiesen (Nr. 21), dass bei zwanglos gehaltenen Froscheiern die erste Theilungsebene (welche zugleich das Ei halbirt und senkrecht steht) durch die Eintrittsstelle des Samenkörpers in das Ei hindurch geht. Die Durchströmung wurde fortgesetzt, bis die Eier sich nach 32 Minuten mit den hellgelben Hemisphären nach unten gedreht hatten, also bis zum ersten äusseren Zeichen der erfolgten Befruchtung. Als nach $2^1/_4$ Stunden die erste Theilung eintrat, standen jedoch die Theilungsebenen der Eier ohne jede constante Richtung zu den Stromlinien.

[**64**] Unmittelbar nach der Stromunterbrechung in dieser Schale wurde mit demselben Strom eine andere Schale durchströmt, deren Eier sich soeben gedreht hatten. Es geschah, um zu prüfen, ob die Stromrichtung auf die Richtung der nun folgenden Vereinigung des Samenkernes und des Eikernes wirke, welche Vereinigungsrichtung, wie ich loco cit. gezeigt habe, gleichfalls die Richtung der ersten Furche zu beeinflussen vermag. Nach $2^1/_4$ Stunden lang fortgesetzter Durchströmung trat die erste Theilung ein; aber die Richtungen dieser Theilungen liessen wieder keine Beziehungen

zu den Stromrichtungen erkennen. Da ich in Abschnitt I, (s. S. 556) dargethan habe, dass der Wechselstrom als solcher nach stattgehabter Copulation dieser Kerne nicht richtend auf die „erste Theilung“ des Furchungskernes, sowie auf die des Zellleibes der Eier zu wirken vermag, so hätte eine jetzt hervorgetretene Constanz in der Stellung dieser ersten Theilungsrichtung zur Stromrichtung eine Einwirkung des Stromes auf die Copulationsrichtung erschliessen lassen.

Während dieser lang dauernden Durchströmung hatten blos die den Electroden nächsten Eier Polfelder, und zwar blos von sehr geringem Umfange gebildet. Es erhellt also, dass die anderen, ferner stehenden Eier mit der stärksten noch ertragenen Stromdichte behandelt worden waren. Da damit aber keine richtende Wirkung auf die Besamungsrichtung und auf die Copulationsrichtung erzielt worden ist, so geht hervor, dass der Wechselstrom eine richtende Wirkung auf die Vorgänge der Besamung des Eies und der Copulation der Vorkerne überhaupt nicht auszuüben vermag; und da die Durchströmung auf die Periode der Theilung des durch die Copulation gebildeten Furchungskernes und des Zellleibes ausgedehnt worden war, so ist zugleich auch die Unwirksamkeit des Wechselstromes auf die Richtung der Theilungsvorgänge des Furchungskernes und des Dotters auf's Neue bestätigt worden (s. S. 572).

2. Polarisirende Wirkung sehr schwachen Stromes auf das Ei.

Die mit den kleinen Polfeldern versehenen Eier zeigten zugleich ein interessantes Verhalten ihres Aequators. Dieser fast die ganze Eioberfläche einnehmende Aequator war hell geworden und in der Richtung von Polmeridianen braun gestreift, siehe Taf. VIII Fig. 4. Die so veränderten Eier hatten die erste Furche nicht gebildet.

[**65**] Die daran sich anreihenden Eier in der Mitte des Stromfeldes hatten blos punctförmige Polfelder gebildet und besassen im Aequator die erste Furche, welche wieder, wie schon

im ersten Abschnitte ein Mal beobachtet und mitgetheilt ist (s. S. 556), in der Mehrzahl der Fälle (an 20 von 30 Eiern) die Polfelder direct verband. Bei den übrigen Eiern aber, welche keine äussere Veränderung durch den Strom erkennen liessen, standen die ersten Furchen in beliebigen Richtungen durcheinander.

3. Weitere polarisirende Wirkungen auf „ungetheilte" Eier von Rana esculenta.

Die früheren Mittheilungen über Froscheier bezogen sich fast ausschliesslich auf den braunen Grasfrosch, die nachfolgenden dagegen ausschliesslich auf den grünen Wasserfrosch, Rana esculenta. Diese Froscheier sind mir von früher her als die weit empfindlicheren bekannt; und dementsprechend traten auch unter den vorliegenden Verhältnissen einige Reactionen stärker auf. Ausserdem gestattet die hellbraune Färbung eine genauere Beobachtung der Veränderungen der oberen Hemisphäre, als sie bei den schwarzen Eiern der anderen Species möglich war. Drittens wurde jetzt, nachdem in den früheren Beiträgen die Hauptzüge des Bildes der Veränderungen festgestellt waren, die Aufmerksamkeit mehr den Einzelheiten zugewendet und dadurch eine principiell wichtige Erweiterung unserer Kenntniss der bezüglichen Reactionen gewonnen.

Auch für die Eierstockseier von Rana esculenta bestätigte sich, was ich früher von denen der Rana fusca angegeben habe; nämlich, dass der Aequator um so grösser ist, je kleiner die Eier sind. Während z. B. ein Ei von 1,7 mm Durchmesser bei 10 Minuten langer Durchströmung einen Aequator von blos 0,16 mm, also von 9% hat, ist ceteribus paribus der Aequator eines Eies von 0,37 mm, 0,24 mm, also 64% breit. Dies verschiedene Verhalten rein protoplasmatischer und andererseits dotterkörnerhaltiger Eier entspricht der an reifen Eiern gemachten Beobachtung, dass der Aequator im Bereiche der oberen braunen Hemisphäre deutlich breiter ist, also im unteren, vorzugsweise aus Nahrungsdotter bestehenden Theile, sowie dass bei abnormer Stellung des Eies mit der braunen Hemisphäre statt nach oben, seitlich gegen eine Electrode hin, das braune Polfeld viel kleiner wird als

das helle. An den noch durchscheinenden, also noch nicht nahrungsdotterhaltigen [**66**] Eiern bis herab zu einem Durchmesser von z. B. 0,29 mm sind die, letzteren Falles blos 0,04 mm breiten, Polfelder durch Trübung des Protoplasmas und scharfe, ebene, parallele Abgrenzung der Trübung gegen den 0,21 mm breiten Aequator vollkommen deutlich. An noch kleineren Eiern (die kleinsten messen 0,12 mm) konnte ich auch mit Zeiss' Objectiv A keine Polarisation erkennen. Jedoch auch grössere Eier, welche so trocken lagen, dass sie nicht von ein Wenig Gewebesaft umgeben waren, liessen gleichfalls keine Reaction erkennen.

Veränderungen der ungetheilten reifen Eier von R. esculenta: Nur bei kurzdauernder Durchströmung ist im Bereiche der braunen Hemisphäre der Aequator breiter und nimmt bis zum Beginne der unteren hellgelben Hemisphäre stetig an Breite ab, um auf dieser letzteren dann gleich schmal zu bleiben, s. Taf. VIII Fig. 1. Bei längerem Durchströmen dagegen wird der Aequator oben schmäler, oft so schmal, dass blos eine Furche übrig bleibt. Diese nachträgliche Veränderung ist bei Rana esculenta durch die Ueberwölbung der Polabschnitte über den Aequator und durch das Aufsteigen aus ihnen ausgetretener Substanz bedingt. Auf der unteren Hemisphäre sind oft ganz deutliche weisse Niveaulinien oder schon Niveaufurchen vorhanden, ehe die Polfelder selber merklich weisser geworden sind; *die „Niveaulinien" sind also Stellen erster stärkster Veränderung.* Der Aequator ist auf der unteren Hemisphäre oft weisser als die schwach gelblich gebliebenen Polfelder. Auch oben wird der Aequator oft heller durch Wegwanderung des braunen Pigmentes von den Rändern, so dass es wieder blos in der Mitte des Aequators noch als ein brauner Streif vorhanden ist, während unten der anfangs noch in der Mitte des Aequators verbliebene gelbliche Streifen bald unter zunehmender Verschmälerung verschwindet.

Bei sehr schwachem Strom dagegen bilden die ungetheilten Eier nur ein oder mehrere Extraovattröpfchen an den beiden Polen des Eies. Sind mehrere Extraovate entstanden, so liegen sie manchmal in einer wagrechten Linie, nahe am Eiäquator, manchmal auch

in einer senkrechten Linie, manchmal in unregelmässiger Anordnung um den Pol; ein Verhalten, welches also auf verschiedene örtliche Disposition [**67**] der Eier zur Bildung der Extraovate, resp. zur Durchbrechung der Eirinde hinweist.

Ueber die Dauer dieser Reactionsfähigkeit wurden noch einige Beobachtungen gemacht.

Vier Tage lang in Wasser gestandene, unbefruchtete, schon hochgradig zersetzte vacuolisirte Eier, bei welchen schon Oel sich ausgeschieden und oben angesammelt hatte, bildeten noch schöne Niveauringe, innerhalb deren die Eirinde auch aufplatzte und Eiinhalt austreten liess. Diese noch reagirenden Eier hatten aber noch den schwach gelblichen und schwach durchscheinenden Ton der Eirinde. Dagegen reagirten blos drei Tage alte, auf Eis gestandene gleichfalls unbefruchtete Eier, die ihren gelblichen transparenten Ton verloren hatten und daher oben opakbraun oder grauweiss, unten opakweisslich waren, nicht mehr; dasselbe war der Fall bei vollkommen unverfärbten, aber durch Carboldämpfe vergifteten Eiern.

An oben zersetzten und daselbst nicht mehr deutlich reagirenden Eiern kommt es vor, dass sich auf der unteren Hemisphäre noch deutliche Niveaufurchen bilden; die Reaction ist also ein localer, nicht ein vom ganzen Ei vermittelter Vorgang.

Die Polfeldergrenzen verlieren ihre den Niveauflächen des umgebenden homogenen electrischen Feldes entsprechende Richtung, wenn die runde Gestalt der Eier erheblich alterirt wird. Sind z. B. die Eier während der Durchströmung zwischen parallele ebene Glasplatten gepresst und dadurch abgeplattet, so ist der Aequator zwar an den Rändern noch parallel contourirt, an den abgeplatteten Flächen dagegen stark, fast zu einer runden Scheibe verbreitert, und die Polfelder sind demnach etwa viertelmondförmig (s. Taf. IX Fig. 14). Werden die Eier in enge Glasröhren aspirirt und dadurch mannigfach deformirt, so erhalten keilförmig gestaltete, etwas schief zur Röhre stehende Eier beim Durchströmen einen keilförmigen Aequator; ovale schiefstehende Eier bilden einen stark schief zur Hauptrichtung des Stromes stehenden, aber noch parallel contourirten Aequator.

Bei der Beurtheilung dieses neuen Verhaltens ist jedoch daran zu denken, dass zwei Componenten zugleich geändert worden sind, ausser der Gestalt des Eies auch die Gestalt [**68**] des sie umgebenden electrischen Feldes. Wir werden später die besonderen Wirkungen jeder dieser beiden Componenten getrennt zu beurtheilen Gelegenheit nehmen.

Zwischen parallele ebene Glasplatten gepresste Gastrulae können, trotz gleich grosser Abplattung als an den eben erwähnten Eiern, gleichwohl noch einen parallel, geradlinig contourirten Aequator bilden; wobei man sich wohl daran zu erinnern hat, dass die Gastrulae gewöhnlich eine dicker gequollene Gallerthülle besitzen als die noch ungetheilten Eier. Doch kommt an solchen Gastrulae auch die erwähnte centrale Verbreiterung des Aequators vor, stark ausgesprochen, jedoch blos, wenn die Gastrula beim Pressen aufgeplatzt ist und danach ihre beiden durch Pressung entstandenen Flächen eingesunken, also concav sind, wie die Seiten eines rothen Blutkörperchens.

Die Extraovate ungetheilter oder einige Mal getheilter, angestochener oder gepresster Eier sind immer nackt, das heisst nicht mit der typischen elastischen Eirinde überzogen. Trotz aller Sorgfalt in der Beobachtung ist es mir nicht gelungen, eine Bildung von Polfeldern an dieser frisch ausgetretenen Eisubstanz wahrzunehmen.

An Extraovaten gepresster Gastrulae dagegen konnte ich wiederholt sehen, dass sie in ein Polfeld oder bei geeigneter Lage zwei durch einen unveränderten Aequator getrennte, gleich denen der Gastrula selber grau verfärbte Polfelder bildeten. Das Extraovat steht in diesen Fällen mit der Gastrula noch im Zusammenhang und bildet nur dann zwei Polfelder und einen eigenen Aequator, welcher stets mit dem der Gastrula zusammenhängt, wenn das Extraovat seitlich vom Stammtheil, also in denselben Niveauflächen mit ihm gelegen ist. Ist dagegen das Extraovat, vom Stammtheil aus gerechnet, schief zur Stromrichtung gelegen oder gar einer Electrode zugewendet, so bildet es blos ein einziges, dem des Stammtheiles zugehöriges Polfeld.

Das Gemeinsame aller, sichtbare Polfelder bildenden Extraovate aber ist, dass sie noch einen Epithelüberzug von der Gastrula besitzen; und nur soweit dieser vorhanden ist, findet erkennbare Reaction statt. Dies scheint anzudeuten, dass nackte Extraovate deshalb nicht reagiren, weil ihnen ein reactionsfähiger Ueberzug fehlt. Indess habe ich an Eiern, welche in enge Glasröhren aspirirt und dabei aufgeplatzt waren unter Ent- [**69**] leerung des grössten Theiles ihres Inhaltes, trotz des Vorhandenseins der längsgefalteten Eirinde am mittleren Theile, welche jede Veränderung gut hätte wahrnehmen lassen, beim Durchströmen keine polaren Veränderungen beobachten können.

Einmal hatte ich ein seltenes, theoretisch besonders wichtiges Verhalten zu beobachten Gelegenheit. Unter den Eiern eines Weibchens fanden sich zwei Eier, welche durch eine gemeinsame äussere Gallerthülle mit einander vereinigt waren, derart, dass sie gegen einander abgeplattet und nur durch eine Gallertlage von ein Drittel des Eidurchmessers von einander getrennt waren. Siehe Taf. VIII, Fig 5. Ich durchströmte dieselben, um das Specifische dieses Falles möglichst zu verwerthen, in Richtung ihrer Verbindungslinie und erhielt an jedem Ei ein grosses, je die halbe Eioberfläche einnehmendes, äusseres und ein kleineres, dem des anderen Eies zugewendetes, inneres Polfeld; letztere beiden nahmen ausser der Abplattungsfläche nur noch einen schmalen Saum der angrenzenden, gewölbten Fläche ein. Beide Polfelder jedes Eies waren durch einen parallel contourirten Aequator von einander getrennt. Derselbe Frosch bot noch zwei mit einander, aber weniger nahe, durch ihre Gallerthüllen vereinigte Eier dar, so dass dieselben sich nicht an einander abplatteten. Siehe Taf. VIII, Fig. 6. Beim Durchströmen auch dieser Eier in der Verbindungsrichtung entstanden wieder zwei äussere grössere, und zwei gegen einander gewendete, kleinere Polfelder; doch waren hier, bei grösserem Abstande der beiden Eier, die Breitenunterschiede der inneren und äusseren Polfelder nicht so erheblich als bei den ersteren einander näheren Eiern.

4. Polarisirende Wirkung des Wechselstromes auf „getheilte“ Eier von Rana esculenta.

Gehen wir nun zu dem eigenthümlichen Verhalten der ein- oder mehrfach getheilten Eier über.

Bei genauerer Betrachtung und Erwägung der in der ersten Mittheilung schon kurz erwähnten Reactionen in mehrere Zellen geheilter Eier (S. 553), erkannte ich, dass darin eine *Specialpolarisation der einzelnen Zellen* sich ausspricht. (Siehe Taf. VIII, Fig. 7—11.)

Ich nahm daher Gelegenheit, dieses fundamentale Verhalten des Weiteren kennen zu lernen.

An dem in zwei und mehr Zellen getheilten Ei, ebenso wie an der Morula und noch an der schon in kleine Zellen zerlegten [**70**] Blastula beobachtete ich, dass jede Zelle der Eioberfläche für sich polarisirt wird; dies derart, dass die blos an den Polseiten des Eies liegenden Zellen je „ein“ von aussen sichtbares Polfeld erhalten, welches dem electrischen Pole dieser Seite des Eies zugewendet ist, während der Aequator den distal vom Pol gelegenen Theil der freien Oberfläche der Zelle einnimmt. Die Polfelder neben einander liegender Zellen formiren die erwähnten concentrischen Ringe um den Pol, welche Ringe aber durch die unregelmässige Lagerung der Zellen sich aus lauter Bruchstücken zusammensetzen. Die im Polmittelpunct gelegene Zelle, hat ihr Polfeld in der Mitte der Zelle, ihren Aequator ringsum und unterscheidet sich damit von den anderen Zellen.

Die Zellen, welche in der Mitte zwischen beiden Polen, also am electrischen Aequator des Eies liegen oder den Aequator von aussen her noch erreichen (siehe Taf. VIII Fig. 9 u. 10) und zugleich, wie es nach den ersten Theilungen und noch bei der Morula der Fall ist, so stark sich verwölben, dass sie von beiden Electroden aus, durch direct aus dem Electrolyten stammende Stromfäden, unter keiner oder nur geringer Ablenkung derselben von ihrer Bahn im Electrolyten getroffen werden können, bilden bei genügend starkem Strom gegen jede Electrode hin ein Polfeld aus, zwischen welchen beiden der Zelläquator gelegen ist. Dies geht so weit, dass auch neben der äqua-

torialen Mittelebene, z. B. auf der linken Hälfte des Eies, also gegen die linke Electrode liegende Zellen, wenn die rechts neben ihnen liegenden Zellen gerade eine Lücke lassen, durch welche von der rechten Electrode her Stromfäden aus den Electrolyten in die erstere Zelle eintreten können, diese Zelle dann ausser ihrem grossen linken, noch ein deutliches, wenn auch entsprechend kleineres, rechtes Polfeld ausbildet. Aber auch anders gelagerte, zweite, kleine Zellpolfelder, welche offenbar eine etwas andere genetische Bedeutung haben, kommen vor (siehe Taf. VIII Fig. 8 und 10):

An erst in zwei (Fig. 8), vier oder acht Zellen getheilten Eiern sieht man bei so kräftiger äusserer Rundung dieser Zellen, dass zwischen ihnen gut geöffnete Furchen entstehen, an der Begrenzung der annähernd oder ganz quer zum Strom orientirten Furchen der Aequatorgegend, sowohl in der Tiefe derselben wie auch gegen ihre Oeffnung hin aufsteigend, die typische Polfeldveränderung an den die Furche begrenzenden Zellwänden. Manchmal schien [**71**] die Veränderung blos an den mehr oberflächlichen Theilen der Furchenwandung vorhanden zu sein und in der Tiefe zu fehlen; was indess sehr schwer zu sehen ist.

Im Gegensatz zu dieser Polfeldbildung in der Tiefe von quer zum Strom orientirten Furchen steht ein gleichfalls bei Durchströmung in Wasser beobachtetes Ausbleiben der Veränderung an ganz gleich gerichteten, aber mehr auf der Polseite des Eies gelegenen Furchen. Es war deutlich zu erkennen, dass das Polfeld sich blos auf den direct von den Electroden aus bestrahlten Theil der Zelloberfläche ausdehnte und nicht auf die Wandungen der hinter dieser Zelle liegenden Furche übergriff. Um dieses auffällige Verhalten zu verstehen, werden noch weitere Beobachtungen über die speciellen Bedingungen seines Vorkommens zu machen sein.

Nach anderer Richtung in einem Gegensatz zu der in der Ausbildung von Polfeldern sich bekundenden Wirkung der directen Bestrahlung der Zelloberfläche steht die Thatsache, dass an dem schon in kleine Zellen zerlegten Ei nicht die ganze, den Stromfäden entgegenstehende Fläche der Zelle, sondern immer blos der polwärts gelegene Theil dieser Fläche verändert wird, während der distal davon liegende Theil, der immer noch unter einem mehr dem

rechten sich nähernden Winkel gegen die Stromfäden des umgebenden Feldes gerichtet ist als ein Theil des Polfeldes der nächst distalen Zellen, unverändert bleibt und so den *Zelläquator* darstellt.

Die Niveaulinien der einzelnen Zellen platzen bei weiter fortgesetzter Durchströmung rasch auf und stellen so die weissen Linien dar, die ich in der ersten Mittheilung noch auf aufgeplatzte Furchen zwischen den Zellen bezog. Diese Täuschung ward dadurch hervorgerufen, dass sich die *Zellpolfelder* wie die Polfelder des ganzen, ungetheilten Eies gegen ihren Aequator etwas erheben und so durch eine Furche abgrenzen. Dabei ändert sich auch etwas die Gestalt der Zellen und Polfelder durch Abplattung der Zellen und durch Schluss der Furchen zwischen letzteren, so dass man in diesem Stadium sehr leicht die Polfelder zur polwärts, statt zur distal vom Eipol gelegenen Zelle rechnet; diese Täuschung ist oft eine so vollkommene, dass nur die genaue Verfolgung des ganzen Processes von seinem Beginn an vor derselben bewahren kann.

[**72**] Die Zellpolfelder werden im Bereiche der oberen, braunen Hemisphäre des Eies von Rana esculenta graubraun, im Bereiche der gelblichen, unteren Hemisphäre weisslich. Die Grösse dieser Polfelder nahm vom Eipol gegen den electrischen Aequator des ganzen Eies ab. Die Polfeldbildung beginnt bei mittelstarkem Strom am electrischen Pol des Eies und breitet sich von da aus ausserordentlich rasch auf die distal gelegenen Zellen und weiterhin langsamer auf jeder einzelnen Zelle in distaler Richtung aus.

Ist das Ei noch nicht feingetheilt, so bekommt, wie erwähnt, jede Zelle des ganzen Gebildes ihr Polfeld und ihren Aequator. Ein eigentlicher electrischer Gesammtäquator des Eies besteht dabei also nicht, er umfasst blos die von beiden Polseiten gegen einander stehenden Zelläquatoren der Zellen dieser Gegend; dem entsprechend ist er auch nicht durch eine fortlaufende Linie jederseits contourirt, sondern je nach der Lage der ihn bildenden Zellenäquatoren bald etwas breiter, bald etwas schmaler.

Bei der weiter fortgeschrittenen Zertheilung in die kleineren und weniger vorspringenden Zellen der älteren Blastula und der Gastrula dagegen bleibt ein Gürtel, von den Polen am

weitesten abgelegener Zellen deutlich unpolarisirt; und wir erhalten damit einen Gesammtäquator, der aber bei genauem Zusehen wieder ungleich breit ist, da er durch Specialpolfelder der anstossenden Zellen begrenzt wird; je kleiner diese Zellen sind, um so weniger treten natürlich diese Ungleichheiten hervor. An älteren Gastrulae bleibt auch bei stärkster Anordnung meines Stromes immer ein Aequator von wenigstens $^{1}/_{11}$ Eidurchmesser oder 3—4 Zellen Breite zunächst ohne äusserlich sichtbare Polfelder der Zellen. Zugleich waren an alten Gastrulae die Zellen der Polseiten anscheinend auf ihrer ganzen freien Oberfläche hellgrau verändert.

Die durch den Strom ausgelösten Veränderungen des Eies setzen sich noch eine Zeit lang nach der Einwirkung des Stromes fort. Wenn man nach blos 2—3 Secunden dauernder Einwirkung eines Stromes von geeigneter Stärke auf ein noch ungetheiltes oder schon mehrfach getheiltes Ei unterbrochen hat, kommt es sogar vor, dass zur Zeit der Stromunterbrechung noch keine Veränderung am Ei zu sehen ist, sondern dass die Veränderung erst danach beginnt. Wurde unterbrochen, als schon die Pol- [**73**] feldbildung einsetzte, so kann man beobachten, dass erst nach der Stromunterbrechung die Veränderung, etwas polwärts vom Rande des Gesammtpolfeldes, so heftig wird, dass daselbst an der oberen Eihälfte unter starkem Aufplatzen und entsprechender Entleerung der Zellen dieser Zone eine durchgehende Niveaufurche entsteht. Wurde dagegen längere Zeit, 20″—40″ durchströmt, so entsteht diese Niveaufurche in grösserem Abstande vom Pol. Bei Unterbrechung des Stromes localisirt sie sich an ihrem jeweiligen Ort. Bei erneuter Durchströmung kann sie nach der dadurch bedingten Ausbreitung der Polfeldbildung gegen den Aequator gleichfalls avanciren; oder es entsteht ohne Verschwinden der ersten durch Stromunterbrechung localisirten Niveaufurche, bei erneutem Durchströmen äquatorwärts jederseits eine neue, alsdann weniger tiefe Furche, oder blos ein pigmentirter Ring (N. B. nur im Bereiche der oberen, braunen Hemisphäre wird die Veränderung so intensiv; es entsteht also jederseits blos ein Halbring.)

Wartet man einige Minuten nach einer kurzen, 10″—20″ dau-

ernden kräftigen Durchströmung einer Morula oder jungen Blastula, so sieht man die Zellen sich meist stark abplatten und die früher offenen Furchen zwischen ihnen sich entsprechend schliessen. Durchströmt man dieses so zur Kugel abgeplattete Gebilde nochmals, so entstehen jetzt unter polarer Veränderung der bisherigen Zelläquatoren auf den beiden Polseiten des Eies, wie an einem ungetheilten Ei zwei grosse einheitliche *General-Polfelder*; und zwischen ihnen bleibt ein einheitlicher, durch durchgehende, parallele, ungebrochene Contouren begrenzter schmaler Aequator, dessen Ränder einander näher liegen, als die erwähnten früheren, durch starkes Aufplatzen entstandenen beiden Furchen. Bei der Morula liegt natürlich im Bereich dieses *Generaläquators* ein Theil der oben erwähnten kleinen Zellpolfelder; diese aber werden jetzt undeutlich oder von den Zellen abgestossen. Manchmal ist der so nachträglich entstandene Generaläquator in seinen Grenzlinien doch nicht ganz ungebrochen und nicht ganz parallel contourirt, und bei einem erst in 4 Zellen getheilten Ei ist er schmäler als der frühere Specialäquator einer einzigen Zelle, siehe Taf. VIII Fig. 11 nebst der Figurenerklärung.

[**74**] Natürlich entsteht auch bei ununterbrochen fortgesetzter Durchströmung mit der Zeit dasselbe Bild; auch hierbei platten sich die Zellen allmählich ab, und die Specialpolfelder der einzelnen Zellen werden allmählich grösser bis zum Verschwinden des Zelläquators an den im Bereiche der Generalpolfelder gelegenen Zellen.

Wenn auch die Rundung der Furchungszellen für die Bildung der kleinen zweiten Polfelder von Bedeutung erscheint, indem dadurch Gelegenheit zur Bestrahlung von der zweiten Seite her gegeben wird, so kann die Rundung doch nicht als die Ursache der Specialpolarisation der einzelnen, die Morula und Blastula zusammensetzenden Zellen angesehen werden; denn dieselbe Einzelpolarisation findet auch an der hellen, unteren Hemisphäre statt, wo die Zellen nur durch minimale Furchen geschieden sind, und mit ihrer freien Oberfläche im Niveau der Gesammtkrümmung des Eies liegen. Auch tritt im Bereich der oberen Hemisphäre die Specialpolarisation der Zellen auf, wenn man durch Abkühlung im Eis-

schrank die Lebensenergie der Zellen vorübergehend derart herab gedrückt hat, dass sich die oberen Zellen gleichfalls abgeplattet haben.

Von Eiern ferner, welche, ohne auf Eis gestanden zu haben, also aus innerer Ursache die durch die dritte, vierte oder fünfte Theilung gebildeten Furchungszellen von selber wieder abgeplattet haben, bildete ein Theil beim Durchströmen rasch zwei allgemeine Polfelder und zwei durchgehende Niveaulinien für das ganze Ei, indem die im ersten Momente entstandenen kleinen Specialpolfelder der einzelnen Zellen sich sofort über die ganze Aussenfläche der betreffenden Zellen ausdehnten; dies Verhalten ist wohl zugleich ein Beweis, dass nicht die, die Zellen im Innern des Eies trennenden Zellmembranen oder die Kittsubstanz zwischen ihnen die Ursache der electrischen Sonderung der Specialpolarisation der Zellen sind. Da zudem einige dieser abgeplatteten Eier ihre Zellpolfelder behielten, so folgt daraus wiederum, dass einerseits nicht die Abplattung an sich bei den andern Eiern die Ursache der totalen Veränderung der Zellen, der Generalpolarisation durch den Strom war, ebenso wie auch, dass die vorspringende Wölbung der normalen Zellen nicht die Ursache der Specialpolfelderbildung ist.

[**75**] Um die Richtigkeit dieser letzteren Anschauung des Weiteren darzuthun, suchte ich das Ei schwach zu vergiften, und so in seiner Lebensenergie zu schwächen, womöglich ohne die Gestalt der Zellen zu verändern: Wenn man Eier mit wohlgerundeten Zellen durch kurz dauerndes Einlegen in $^1/_{20}$ gesättigte wässerige Carbolsäurelösung schwach vergiftet, so behalten sie ihre runde Zellgestalt, gleichwohl aber dehnen sich bei der Durchströmung die im ersten Momente entstandenen Specialpolfelder sofort weiter über die ganze direct bestrahlte Zelloberfläche aus, und es entsteht so ganz rasch jederseits ein einheitliches, aber im Bereiche der oberen Hemisphäre aus gerundet vorspringenden Zellen bestehendes Polfeld; und zwischen beiden liegt der von zwei durchgehenden, parallelen Grenzlinien begrenzte General-

Aequator. Die Polfelder greifen sogar etwas über die Zellkanten gegen die Furchen hin über. Weiteres siehe Seite 600.

Diese Beobachtungen beweisen wohl, dass die *Specialpolarisation* der einzelnen, die Morula und Blastula zusammensetzenden Furchungszellen an eine mit der Vitalität derselben schwindende Eigenschaft geknüpft ist. Ueber die Natur dieser Eigenschaft werden wir unten etwas Weiteres erfahren.

Ein wenig längere Zeit mit der Carbollösung behandelte Eier reagiren nicht mehr auf den Strom, entwickeln sich aber auch nicht weiter und erhalten sich viele Tage lang unverändert; während lebende, aber sich nicht weiter entwickelnde Eier sich in wenigen Tagen zersetzen.

Auch abnormer Weise schon vor der Zeit der ersten Eitheilung (vielleicht durch das Eindringen mehrerer Samenthierchen) an ihrer oberen Hälfte in viele Stücke zerschnürte Eier bildeten beim Durchströmen Specialpolfelder an den einzelnen, durch Furchen von der Umgebung abgesonderten Stücken des Zellleibes. Einige Eier aber entwickelten trotz dieser kugeligen Gliederung wieder sofort die allgemeinen Polfelder.

5. Polarisirende Wirkung des Wechselstromes auf Froschembryonen.

Gastrulae und junge Embryonen von R. esculenta ergeben bei genügend starkem Strom grau verfärbte Polfelder mit scharfem, deutlichen Grenzcontour, der einen schmalen unverfärbten Aequator einschliesst. Auch dem Ausschlüpfen nahe, sowie erst vor Kurzem ausgeschlüpfte Embryonen, welche beide schon [**76**] ein geschlossenes Medullarrohr haben, bilden scharf gegen den unveränderten Aequator begrenzte Polfelder; nur muss man, um sie deutlich zu sehen, nach 3—4 Minuten dauernder Durchströmung noch eine halbe bis eine Stunde warten. Die Polfelder sind je nach der complicirten oder einfacheren Gestalt der Embryonen und nach der Stellung derselben zur Stromrichtung sehr verschieden gestaltet; und der Aequator ist im ersten Falle nicht selten zickzackartig gebrochen und zeigt

dabei in manchen Stellungen zur Stromrichtung wieder, wie bei R. fusca, eine Neigung zu Parallelismus seiner Contouren, obgleich bei anderen Stellungen starke Abweichungen davon vorkommen. Auch treten stellenweise oder ringsum wieder (vergl. S. 566) zwei Aequatorbänder auf, welche durch ein drittes, an die schmalen centralen Polfelder des zwei- bis vierfach getheilten Eies (Taf. VIII Fig. 8 und 9) erinnerndes Polfeld von einander getrennt sind. Die Richtung des Aequators entspricht gleichfalls wieder nicht mehr der Fortsetzung der Niveauflächen des umgebenden homogenen Mediums, vergl. S. 566; doch ist wohl selbstverständlich, dass die Ränder des Aequators äquipotentiale Linien „des Embryo" darstellen.

Wir wissen noch nicht, ob, respective wie weit diesen äusseren Veränderungen der Embryonen innere entsprechen, wenn schon an durchscheinenden Gebilden, wie den kleinen Eierstockseiern des Frosches, sowie an dem Froschherzen und anderen später zu erwähnenden Organen die inneren Theile des Polabschnittes, bei Besichtigung auch ohne vorausgegangene Microtomirung verändert zu sein scheinen. Aus dem Verhalten der Embryonen geht aber deutlich hervor, dass sich die Gesammtreaction eines Embryo nicht aus der Veränderung der in Richtung der Stromfäden des homogen gedachten electrischen Feldes liegenden, einzelnen, etwa für sich selbst veränderten Substanzfäden integrirt, sondern dass jeder einzelne Embryo, wie auch nach den Beobachtungen an Rana fusca jedes abgeschnittene, für sich im Electrolyten liegende, lebende Stück eines solchen, „als Ganzes" beeinflusst wird. Denn die Reaction erfolgt in einer Weise, dass die in den Richtungen der Stromlinien des homogenen Mediums gelegenen Substanzfäden des Embryo sehr verschieden, z. B. an beiden Enden oder blos an einem Ende oder gar nicht verändert **[77]** werden würden. Schon deshalb ist nicht anzunehmen, dass die juxta- und intraembryonalen Stromfadenstücke in ihren Richtungen denen eines homogenen Feldes derselben Stelle entsprechen, worüber unten Weiteres ermittelt werden wird.

Selbst über vier Wochen alte Kaulquappen von Rana fusca liessen noch Spuren von unserer Polari-

sation erkennen. Wenn man eine solche Quappe von 10 mm Rumpf- und 18 mm Schwanzlänge der Länge nach, eine andere dagegen in Querrichtung etwa 16 Minuten durchströmt hat, so löst sich nach 1 bis 2 Stunden an ersterer das Epithel am Kopf und Schwanz, an letzterer an rechter und linker Seite beim Bepinseln ab, während es im Bereiche der Mittelstücke, also des Aequators noch fest haftet.

Um die feineren Vorgänge der Polfeldbildung an Embryonen zu studiren, wurden Froschlarvenschwänze in dorsiventraler Richtung unter gleichzeitiger microscopischer Beobachtung mit Zeiss' Objectiv C und D 15 Minuten lang durchströmt. Doch waren die Larven leider schon erheblich älter, als diejenigen, welche noch scharf umgrenzte Polfelder ergaben.

Die vielfach verästelten Pigmentzellen zogen sich auf ihre Hauptbalken zusammen; viele pheripheren Aeste wurden dabei isolirt und contrahirten sich zur Kugel. Während in den Epithelzellen des nicht durchströmten Probeembryo der Kern kaum zu sehen war, *bekamen* während und nach der Durchströmung *die Kerne* der Oberflächenepithelien *je eine dicke glänzende Membran, und im Innern entstanden viele glänzende Fäden.* Dann *verloren die Kerne ihre Grenzen* und an Stelle der glänzenden Fäden entstanden grössere und kleinere glänzende Körner; die grösseren Körner verschwanden darauf, die kleineren Körner vertheilten sich in der Kernhöhle. Die Zellen fielen vom Schwanze ab, behielten dabei aber ihre eckige Gestalt; dieser Zellabfall fand etwa $^3/_4$ Stunden nach dem Beginn der Durchströmung an der Stelle stärkster Stromwirkung statt. Framboisia minor, d. h. Rundung der einzelnen Epithelzellen unter Lösung des Verbandes mit den Nachbarepithelien trat in diesem vorgeschrittenen Stadium der Entwickelung nur an einzelnen Stellen schwächerer Stromwirkung und erst nach $1-1^1/_4$ Stunden auf. Um diese Zeit ist in vielen Epithelzellen der Kern ganz geschwunden.

Zu bemerken ist, dass auch an einem zum Vergleiche abgeschnittenen, nicht durchströmten [**78**] Schwanze einer gleichalterigen Quappe die Kerne gleichfalls aber erst später dicke Mem-

branen gebildet hatten, dass an manchen Stellen zwischen den Zellen über Nacht viel Intercellularsubstanz abgeschieden wurde, und dass auch an diesen Zellen die Kerne nicht mehr erkennbar waren. Diese nicht polaren structurellen Reactionen embryonaler Zellen auf den electrischen Strom und ohne solchen, blos nach der Abtrennung vom Körper werden von mir an geeigneteren Objecten genauer ermittelt und danach einer eingehenderen Mittheilung unterzogen werden [1]).

6. Einfluss der Wärme und der Vergiftung auf die Polarisationsfähigkeit des Froscheies.

Der Einfluss der Wärme auf die Polarisationsfähigkeit der Eier von Rana esculenta entspricht wesentlich dem bereits vom braunen Frosch Mitgetheilten.

Noch ungefurchte Eier reagiren nach kurz dauerndem Einlegen in Wasser von 39°, 40°—45° C. noch stärker und rascher als nicht erwärmte; Abkühlung durch Eis verzögert und schwächt die Reaction auf den Strom. Durch 3 Minuten langes Erwärmen der noch ungefurchten Eier in Wasser von 47—48° C. wird die Reaction träge, die Polfelder werden nur wenig verfärbt und etwas kleiner als sonst, der Aequator wird also entsprechend breiter, und die Niveaufurchen sind blos wie leicht eingeritzt. Nach ebenso langer Erwärmung in Wasser von 48—49° bleibt die Reaction auf den Strom aus. Dasselbe geschieht auch schon nach 5 Minuten langem Einlegen der Eier in Wasser von 46° C.

Morulae, welche durch 2 Minuten langes Einlegen in Wasser von 40, 46 oder sogar 48° C. erwärmt worden sind, reagiren sehr rasch, bilden sofort die Specialpolfelder (s. S. 593), und an der Grenze derselben treten an den oberen Zellen kleine Tropfen Dotters durch die Eirinde. Nach 2¼ Minuten langem Liegen in Wasser von 49° C. wachsen beim Durchströmen die Specialpolfelder sofort über die ganze Aussenfläche der Zelle aus, und es entstehen die beiden Generalpolfelder mit den beiden durchgehenden Niveaulinien als Grenzen.

[1]) Ueberhaupt sind in vielen Epithelstraten, besonders des Entoderm, die Zellgrenzen während des Lebens nicht sichtbar, sondern treten erst beim Absterben der Zellen unter Abscheidung von Intercellularsubstanz hervor.]

Etwas polwärts von diesen Linien war die Veränderung, die Verfärbung am stärksten, nahm dann polwärts etwas ab, um am Pole selber wieder stärker zu sein. $2^1/_2$ Minuten in Wasser von 49° C. verbliebene Eier behalten normale Gestalt und Farbe, reagiren also nicht mehr.

Befruchtete, mehrere Tage alte Eier, welche durch Carbolsäuredämpfe schwach vergiftet worden waren (s. S. 596), und [**79**] sich deshalb nicht entwickelt hatten, zeigten nach der Behandlung mit einem starken Strom einen ebenso schmalen Aequator, als normale Eier; aber die Polfelder waren nur wenig verfärbt, hatten keine Extraovate gebildet, und an Stelle der Niveaufurchen waren blos pigmentirte Niveaulinien entstanden. Dieselbe Abschwächung der Reaction bei normaler Ausdehnung derselben findet auch an frisch mit Carbolsäure vergifteten, noch ungefurchten Eiern statt; und an beiden Arten von Eiern vollzog sich nach der Durchströmung allmählich eine erhebliche Verbreitung und Aufhellung des Aequators. Nachdem solche Eier 12 Tage gestanden hatten, war der Aequator stark gewölbt und die Rinde des Aequators besser erhalten als die Rinde im Bereiche der Polfelder, welche oben zersetzt und macerirt war.

7. Electrisches Leitungsvermögen des Froscheies.

Mit Hülfe des oben erwähnten Federbart-Galvanoscopes prüfte ich die im Abschnitt II ausgesprochene Vermuthung (s. S. 567), dass die beobachtete Polarisation unter Freibleiben eines Aequators vielleicht zum Theil auf einem besseren Leitungsvermögen des salzreichen Eies als das des Electrolyten, innerhalb dessen die Polarisation gelang, beruhe. Obgleich mit diesem trägen und nicht mit einer Scala ausgestatteten Instrument nur grobe Schätzungen möglich waren, und ich keine unpolarisirbaren Electroden zugerüstet, sondern nur die Platinelectroden angewandt hatte, schien doch als sicher sich zu ergeben, dass frisch bereitetes Ragout fin von zur Ablösung reifen Eierstockseiern, sowie von jungen Embryonen noch nicht einmal so gut leitet, als halbprocentige Kochsalzlösung. Da wir nun in fünfprocentiger und in concentrirter Kochsalzlösung, sowie in zweiprocentiger Schwefelsäure die Polfeldbildung haben vor

sich gehen sehen, so hat sich obige Vermuthung anscheinend nicht bestätigt. Doch ist daran zu denken, dass nicht die Eier selber in diesen Lösungen lagen, sondern blos ihre Gallerthüllen, und dass innerhalb der 1—1,5 mm dicken, mit Wasser getränkten, und daher wohl schlechter als das Ei leitenden Hülle die Stromfäden noch eine erhebliche Umordnung erfahren konnten; und dass vor der Durchströmung nicht in Wasser, sondern blos in einprocentiger Kochsalzlösung gelegene Eier nur schwach reagirten, wobei aber zugleich die Möglichkeit einer schädigenden Neben- [**80**] wirkung vorliegt, weil in vierprocentiger Salzlösung gelegene Eier auch nach dem längeren Liegen in Wasser nicht mehr reagirten. Neue Versuche müssen also mit halbprocentiger Kochsalzlösung durchgeführt werden. Leider lässt sich, was im einen Frühjahr versäumt ist, bei diesen, an die Laichperiode gebundenen Versuchen erst im nächsten Frühjahre nachholen, welches ich aber anderen Versuchen zu widmen gedenke.

8. Wirkung bei Ablenkung der Stromfäden.

Werden Eier in einen Ring von 2,0 mm dickem Bleidraht oder in eine aus solchem Bleidraht gebildete und rechtwinkelig zum Strom gestellte Gabel gelegt, so bilden sie beim Durchströmen nur kleine, blos schwach höckerige, wenig scharf begrenzte Polfelder, wenn das Wasser den Draht überschwemmt; steht das Wasser nicht so hoch, so bilden die Eier keine Polfelder. Wird dagegen an der Gabel das Verbindungsstück durchschnitten, so bilden die zwischen den Drähten liegenden Eier bei transversaler Stellung der Drähte natürlich fast ebenso grosse und durch Niveaufurchen begrenzte Polfelder, als frei im Electrolyten liegende Eier. In einer längs des Stromes liegenden, nicht überschwemmten, engen Metallgabel bildeten blos die beiden ersten der Oeffnung der Gabel folgenden Eier Polfelder.

Diese Ergebnisse sind unmittelbar als durch Ableitung der Stromfäden bedingt verständlich, ebenso wie die folgenden mit Einlegung von nicht überschwemmten Glasbälkchen in das electrolytische Feld: Von Eiern, welche zwischen zwei einander nahen, rechtwinkelig zum Strom orientirten Glasbälkchen liegen,

bilden blos die den Enden der Glasbälkchen nächstliegenden die Polfelder, und zwar kleinere, weniger veränderte als die freien Eier. An den Eiern in der Mitte dagegen entstehen keine Polfelder. Bildet man aus den Glasbälkchen einen spitzen Winkel, so kann man gleichfalls nach der Grösse der Polfelder an den eingelagerten Eiern die Abschwächung des Stromes an den betreffenden Stellen, sowie aus der Richtung der Aequatorränder die abgelenkte Richtung der Stromfäden erkennen. Wird blos eine Glasleiste rechtwinkelig zu den Kraftlinien in das Stromfeld gelegt, so bilden wiederum die ihr anliegenden Eier zwei Polfelder; aber diejenigen an der Mitte der Leiste entwickeln solche nur von geringerer Ausdehnung und geringerem Grade der Veränderung, als die an den Enden gelegenen.

[**81**] Bringt man zwischen die Eier Quecksilberkügelchen, so nähern sich die Kügelchen, wie auch sonst beim Durchströmen einander, verschmelzen, und die der so entstandenen Quecksilbermasse zufällig anliegenden Eier bilden unregelmässige, die nicht vom Quecksilber berührten aber nur kleine Polfelder.

In Dielectricis, wie geschmolzene Carbolsäure, Olivenöl eingebettete Froscheier reagirten nicht, auch bei grösster Nähe der Electroden, so dass also eine Wirkung statischer Induction nicht erkennbar war; ebenso wie auch, nach dem in Abschnitt I Mitgetheilten, an den im Solenoid liegenden Eiern keine Wirkung einer dynamischen Induction zu bemerken war. Wurden dieselben Eier unmittelbar darauf in Wasser durchströmt, so reagirten sie.

Zerreibt man fast zur Ablösung reife Eierstockseier in halbprocentiger Kochsalzlösung, und durchströmt von der Masse einzelne Tropfen im Wasser, so ist keine Veränderung, also auch keine Polarisation erkennbar. Dasselbe ist der Fall, wenn man die Masse, um sie zu formen, mit eingedickter Lösung von Gummi arabicum versetzt hat.

Polarisirende Wirkung des **Gleichstromes** auf Rana esculenta.

Auch auf die Eier von Rana esculenta wandte ich den Gleichstrom an und erhielt ausser der Bestätigung der am braunen Frosch

gewonnenen Befunde noch einige neue Resultate durch Ausdehnung der Versuche auf andere Entwickelungsstufen.

Noch durchscheinende Eierstockseier bilden ein weisslich trübes, anodisches und ein helles, wässerig durchscheinendes kathodisches Polfeld; letzteres wird allmählich etwas länglich und kann schliesslich aufplatzen, so dass sich der Eiinhalt in die umgebende Flüssigkeit entleert. Oft sieht man durch das trübe anodische Polfeld das grosse, klar gebliebene Keimbläschen schon bei Loupenbetrachtung durchscheinen.

An gleichen Eiern, welche aber nicht von etwas Wasser oder Gewebesaft umspült waren, konnte ich (NB. bei Aufsetzung der Electroden auf ein Stück des Eierstockes, und bei Anwendung von blos 8 Bunsen) gleich wie beim Wechselstrom keine deutliche Veränderung wahrnehmen. Ebenso bilden dotterkörnerhaltige, grössere Eierstockseier bei Anwesenheit von Flüssigkeit deutliche Polfelder, zuerst ein scharf begrenztes [**82**] rauh werdendes, anodisches, darauf ein weniger deutliches, aber an den der Kathode nahen Eiern aufplatzendes kathodisches Polfeld. Die bekannte katophorische Wirkung des Gleichstromes auf der Kathodenseite ist also hier eine sehr starke.

Unbefruchtete, reife Eier von Rana esculenta bilden gleichfalls zunächst ein grosses, leicht graubraun verfärbtes positives, darauf ein kleineres, aber in der Nähe der Kathode an Grösse zunehmendes negatives Polfeld.

Befruchtete Eier zeigten wesentlich dasselbe Verhalten; an ihnen beobachtete ich im Bereiche der Polfelder an der oberen Hemisphäre einen Durchtritt feinen, weissen Dotters durch die ganze Fläche der betreffenden Eirinde nach aussen, wodurch also die graue Verfärbung des Polfeldes zum Theil bedingt ist. An durch Eis gekühlten Eiern entstand erst zwei Minuten nach dem Auftreten des anodischen Feldes auf der kathodischen Eihälfte eine braun pigmentirte Niveaulinie, oder bei anderen Eiern ein anfangs kleines, dann fast zur Grösse des positiven anwachsendes wenig verfärbtes Polfeld. Die positive Eihälfte behält ihre Wölbung, die negative wird wieder in Richtung des Stromes etwas verlängert und gefaltet.

Bei geringem Electrodenabstand, also bei starker Anordnung, breitet sich die anodische Polfeldbildung nicht erkennbar successive vom electrischen Pol des Eies aus, sondern tritt anscheinend gleichzeitig in einem grossen Polfelde auf; und die Veränderung ist sogleich in der Nähe der Niveaulinie am stärksten, so dass z. B. an der Morula in der Nähe der Niveaulinie die Zellen ganz weiss oder ganz aufgerissen sind, während am Pole ihre braune Farbe nur schwach grau verfärbt ist.

Bei schwachem Strom entsteht auf der negativen Seite des Eies überhaupt kein Polfeld. Bei starker Anordnung nimmt die Grösse der Polfelder deutlich in der Nähe der Electroden trotz gleichen Querschnittes der Strombahn zu, und die unmittelbar neben der Kathode stehenden Eier werden in ihrer dieser Electrode zugewendeten Hälfte geradezu zerrissen; während die neben der Anode befindlichen Eier stark veränderte Polfelder von der typischen Form des positiven Polfeldes bekommen.

Wird blos kurze Zeit (30 Secunden) durchströmt und darauf die Stromrichtung umgekehrt, so erhält man beider- [**83**] seits Veränderungen von der Beschaffenheit eines positiven Polfeldes, und das Ei bietet das Aussehen eines mit dem Wechselstrom behandelten Eies dar. Wird erst später die Stromrichtung gewechselt, wenn schon die negative Niveaulinie vorhanden war, so kann man bei geeigneter Dauer der zweiten umgekehrten Durchströmung Eier mit jederseits zwei Niveaulinien erhalten, von denen die beiden vom Aequator entfernteren den Kathoden entsprechen; ein Bild, welches ich auch einige Male bei besonderer Anordnung unter Anwendung des Wechselstromes erhalten habe.

In der ersten oder zweiten Furchung begriffene, ebenso wie schon bis zur Morulastufe weiter getheilte Eier von Rana esculenta bildeten innerhalb 20—30 Secunden vom positiven Pole des Eies aus sich ausbreitende Specialpolfelder an den einzelnen Zellen, aber blos an den Zellen der Anodenseite des Eies. Das Zellpolfeld liegt wieder polwärts, der Zelläquator distal davon. Springt von der kathodischen Eihälfte eine (also dem Aequator nahe) Zelle so stark vor, dass sie noch von der Anode aus durch die Flüssig-

keit hindurch direct beströmt werden kann, dann bildet diese Zelle gleichfalls ein entsprechendes, kleines, positives Polfeld.

Auch Gastrulae mit halboffenem Urmund wurden durchströmt; sie bildeten zunächst ein leicht grau verfärbtes positives, dann ein ebenso beschaffenes negatives Generalpolfeld.

Herzen von Rana esculenta, welchen wie früher bei Anwendung des Wechselstromes (s. S. 574), um das Blut in der Herzwandung zu stauen und so den Aequator durch Dehnung sichtbar zu machen, mit einem durch den Sinus transversus pericardii ohne jede Verletzung der Vorhofsganglien hindurchgeführten Faden distal vom Ursprung des Bulbus arteriosus die beiden Arterien unterbunden waren, und welche danach so rasch in Zusammenhang mit den Vorhöfen herausgeschnitten worden waren, dass der Ventrikel wohl bluthaltig, aber nicht prall gefüllt war, bildeten bei der Durchströmung mit dem Gleichstrom nach einer oder einigen Contractionen zunächst ein von dem anodischen Pol des Herzens ausgehendes, stetig wachsendes, bis über die Hälfte des Herzens einnehmendes blasses Feld tonischer Contraction; darauf entstand auf die [**84**] gleiche Weise auch auf Seite der Kathode ein kleinerer Abschnitt tonischer Contraction; und schliesslich war zwischen den blassen Feldern blos noch eine rothe bluthaltige Scheibe, welche entsprechend weiter gegen die Kathode zu gelagert war und die Hauptrichtung einer Niveaufläche hatte. Sind die Vorhöfe gegen die Anode gewendet, so beginnt der Tonus an ihnen und den Arterien, und die Aequatorscheibe steht schliesslich etwa in der Mitte des Gesammtherzens, also nahe der Basis des Ventrikels, wobei wohl die Begünstigung des kathodischen Feldes durch die Herzspitze von Bedeutung ist, ebenso wie bei Wendung der Herzspitze gegen die Anode die rothe Aequatorscheibe ganz an die Basis, an die Grenze des Ventrikels verlegt wird. Der Versuch gelingt auch, zumal mit dem Wechselstrom gut, ohne künstliche Blutstauung durch Unterbindung, besonders in starker Kochsalzlösung; selbst in fünf- oder zehnprocentiger Kochsalzlösung wurden noch contrahirte Polfelder gebildet, statt eines contrahirten Aequators, den man nach dem besseren Leitungsvermögen dieser Electrolyten vielleicht erwartet hätte.

Schwerer als beim Wechselstrom gelingt es mit dem Gleichstrom, dieselbe Reaction ein zweites Mal in anderer oder in derselben Richtung als beim ersten Male hervorzubringen. Immerhin ist nicht zu zweifeln, dass in beiden Fällen beim Herzen keine in ihrer Natur der der Eier und Embryonen vergleichbare, morphologische Reaction, sondern blos eine polar localisirte Contraction, also eine functionelle Reaction, vorliegt. Mit dem Wechselstrom kann man dreimal polare Contraction an demselben Herzen veranlassen, ohne dass eine sichtbare bleibende Veränderung eintritt, während letzteres bei den Eiern und Embryonen und bei der Gallenblase schon bei der ersten Reaction der Fall ist; bei diesen schwindet keine einmal sichtbar gewordene Veränderung wieder. An dem Herzschlauch junger Embryonen werden wir auch noch bleibende, morphologische Polarisation, aber vielleicht nicht unbedingt deletärer Natur kennen lernen.

Werden Gallenblasen des Wasserfrosches mit sehr schwachem Wechselstrom durchströmt, so behalten die grünen Polfelder ihre geringe Grösse bald constant (13 Minuten [**85**] lang geprüft); darauf rechtwinkelig durchströmt, bekommt der vorherige Aequator eben so grosse Polfelder, die constant bleiben; aber nach Verstärkung der Anordnung wachsen sie und können den Aequator ganz zum Verschwinden bringen. Am Polfeld sind beim schwachen Strom zu unterscheiden ein dem Pol sich anschliessender Theil mit grünlich gelbem, körnigem opaken Beschlag, und distal daran grenzend eine blos blau durchscheinend gewordene Zone neben dem trüb graublau gebliebenen Aequator. Mit obigem Gleichstrom behandelt, bilden mitten zwischen den Electroden liegende Gallenblasen sehr rasch gegen die positive Electrode ein grosses, fast die halbe Blase einnehmendes, gegen die negative Electrode nur ein ganz kleines grünes Polfeld. Die seitlich im runden Stromfeld stehenden Blasen zeigten nur das positive Polfeld. Bei darauf in umgekehrter Richtung erfolgender, 6 Minuten langer Durchströmung bildeten dieselben Blasen auf der früher negativen, jetzt positiven Seite gleichwohl kein Polfeld; auch war danach durch erneute Durchströmung in der ersten Richtung keine weitere Vergrösserung der bei der ersten Durchströmung erhaltenen Polfelder zu erzielen.

In fünf- oder zehnprocentiger, ja in concentrirter Kochsalzlösung durchströmte Gallenblasen bildeten grüne Polfelder statt eines etwa erwarteten grünen Aequators. Selbst in so gut leitender Flüssigkeit wie verdünnte Schwefelsäure wurden zuerst die Polabschnitte verfärbt[1]).

Polarisirende Wirkung des „Wechselstromes" auf „Triton alpestris."

Ein zu unseren Versuchen sehr geeignetes Material stellen ferner die Eier, Morulae und Embryonen des Triton alpestris dar. Die an den beiden Froschspecies gemachten Beobachtungen wurden daran in allen wesentlichen Puncten bestätigt. Zugleich bot dieses Material Gelegenheit, unsere Kenntnisse zu erweitern, da die Eihüllen hier leicht zu entfernen sind und das nackte Ei während der Durchströmung microscopisch (mit Zeiss-Objectiv A bis C) beobachtet werden kann; ferner auch, weil die Empfindlichkeit des Materiales eine sehr grosse ist. Ich theile auch die kleinen besonderen, zum Theil sehr wechselnden Züge mit; denn wann schliesslich aus den beobachteten [**86**] Erscheinungen die wirklichen Vorgänge der Reaction und deren ursächliche Vermittelung abgeleitet werden sollen, womit aber erst nach der Microtomirung und der ihr folgenden inneren Besichtigung der Objecte begonnen werden kann, so sind uns die feinen Züge unerlässlich nöthig, ja viel wichtiger als das stets vieldeutige, constantere Geschehen erster Ordnung; denn die Vorgänge zweiter Ordnung und die unter ihnen vorkommenden Variationen sind es, die uns das Wesen eines Geschehens verrathen.

Die Tritoneier stellen sich, wie die des Frosches, mit der pigmentirten hellbraunen Hemisphäre nach oben, mit der hellgelben Hemisphäre nach unten ein; sie sind manchmal in der wagrechten Richtung etwas länglich gestaltet.

Werden *ungefurchte* Tritoneier mit sehr geschwächtem Strom blos eine Secunde durchströmt, so bekommen sie erst hinterher ein Polfeld, welches aber nur sehr klein ist; bei zwei Secunden langer

1) Ueber die Reactionen der Organe des „erwachsenen" Frosches auf den galvanischen Strom siehe Nr. 25 S. 131 Anm.

Durchströmung kann das danach entstehende Polfeld schon 90° einnehmen, ist aber blos schwach grau verfärbt und durch eine seichte Niveaufurche umgrenzt; während nach fünf Secunden langer Durchströmung das Polfeld fast nicht grösser, aber viel intensiver verändert ist. Doch sah ich auch bei ganz derselben Anordnung nach blos eine Secunde dauernder Durchströmung am Pole einige kleine, punctförmige Extraovate entstehen, und nach einer Durchströmung von blos einer halben Stunde eine sehr schwache Verfärbung in einer Ausdehnung von fast 90° auftreten. Die Reactionen gleich alter Eier bei ganz gleichen äusseren Bedingungen sind also sehr verschieden.

Tage lang auf Eis gestandene, noch kalte ungefurchte Eier reagiren auch bei relativ langdauernder Durchströmung wieder sehr schwach, bilden braune Niveaulinien, wenig verfärbte Polfelder; nach $2\frac{1}{4}$ Minuten langer Durchströmung ist jedoch der Aequator blos noch etwa $\frac{1}{6}$ Eidurchmesser breit, um schliesslich nach acht Minuten langer Stromdauer bei einer Breite von $\frac{1}{10}$ Durchmesser stehen zu bleiben und etwas zu verblassen. Auf eine rechtwinkelig zur ersten folgende zweite Durchströmung reagirte alsdann der Aequator nicht mehr. Ein ähnliches Erlöschen der Reactionsfähigkeit sah ich nach sehr [**87**] langer Durchströmung auch an schon getheilten Eiern, z. B. an den in der zweiten Furchung begriffenen Eiern, darin sich aussprechen, dass der nach Zerstörung der Specialäquatoren der Zellen entstandene Generaläquator nicht continuirlich gerichtet, sondern oben bajonettförmig geknickt war und es auch bei fortgesetzter Durchströmung blieb.

Bei geringer Verstärkung der Anordnung vergrössern und vermehren sich die Extraovate; auch treten an zahlreichen Stellen der Eirinde kleine Tröpfchen des Eiinhaltes wie durch Poren aus und confluiren nach und nach zu einer einheitlichen Masse, zu einer Polkappe, die entsprechend der Farbe der Extraovate anfangs oben braun, unten weiss ist. Allmählich steigen die weisseren Massen von unten auf und vermengen sich oben mit der braunen Masse.

In der Nähe der Electroden stehende ungetheilte Eier bilden manchmal im Bereich der hellbraunen, oberen Eihälfte am Aequator Pigmentstreifen, welche annähernd die Richtung von Polmeridianen haben.

Vor dem Beginn der Niveaufurchenbildung entstehen an ungefurchten Eiern manchmal in der elastischen Eirinde im Bereich des Aequators dicht gestellte, einander parallele, quer zur künftigen Furche orientirte feine Falten, ähnlich den Falten, wie sie sonst bei Entstehung der ersten Theilungsfurche in der Rinde, aber in etwas anderen Richtungen, auftreten. Diese Falten machen hier wie dort den Eindruck von Dehnungsfalten. Die Bildung der Niveaufurchen beginnt mit einer Einschnürung an der Niveaulinie, und darauf erhebt sich oben am Ei der anliegende Rand der Polfelder. Vielleicht ist der Beginn dieser beiden Vorgänge als die Ursache der Fältelung der Eirinde an diesen Stellen aufzufassen. Die Ueberwölbung des Polfeldes über den entsprechend einsinkenden Aequator ist beim ungefurchten Tritonei noch stärker als bei Rana esculenta und kann bei starkem Strom $^1/_6$ Eidurchmesser erreichen (siehe Taf. VIII Fig. 13).

Bei dreimaliger kurzdauernder Durchströmung derselben Eier sah ich jedesmal die Bildung einer Niveaufurche, welche letztere während der nächsten Durchströmung sich mehr oder weniger abglich und durch zungenförmige, in ihrer Farbe ver- [**88**] änderte Sprossen des wachsenden Polfeldes überschritten wurde. Die so allmählich auf $^1/_6$ Eidurchmesser verringerte Breite des Aequators wurde dann während fünf Minuten anhaltender weiterer Durchströmung beibehalten, wonach sich der Aequator wieder im Ganzen etwas grau verfärbte, und darauf bei erneuter Durchströmung in zur ersten rechtwinkeliger Richtung keine Polfelder mehr bildete, sondern blos noch etwas grauer wurde.

An einem befruchteten, noch ungetheilten Ei verfolgte ich genauer die am Aequator vor sich gehenden Pigmentwanderungen, siehe Taf. VIII Fig 3. Von der Niveaulinie aus bildeten sich im braunen Aequator der oberen Hemisphäre weisse, regelmässig neben einander liegende pigmentlose Felder, die sich äquator-

wärts abrundeten und von einander durch stehengebliebene braune, in dem Pigment des Aequators auslaufende Streifen getrennt waren, so dass die braune Aequatorrinde also gegen das Polfeld hin Arcaden bildete; diejenigen Arcaden, welche, am wagrechten Eiäquator lagen, waren etwas aufwärts gerichtet, während die oberen annähernd Polmeridianrichtung hatten. Mit der Zeit wurden die Arcaden höher, danach schwanden die trennenden braunen Säulen, und damit war am braunen Aequator die helle seitliche Grenzlinie entstanden (s. Fig. 13), neben welcher nach aussen die oft dunkelbraun pigmentirte Niveaulinie als Vorläufer der Niveaufurchenbildung gelegen ist.

An unbefruchteten Eiern, welche schon so alt waren, dass sie gelitten hatten, blieben die Durchtritte von Eiinhalt durch die Eirinde aus; die Polfelder überwölbten auch nicht den Aequator, welcher oben im Bereiche der braunen Hemisphäre weiss wurde und sogar bei 10—20 Minuten lang dauerndem Durchströmen seine in der ersten Minute gewonnene Grösse behielt.

Einige ungefurchte Eier waren derart zersetzt, dass oben statt der Eirinde ein runde Hohlräume einschliessendes Netzwerk von Balken sich fand. Gleichwohl bildeten diese Eier Polfelder, Niveaufurchen, einen convexen Aequator, alles dies, obgleich oben, also an der Stelle der intensivsten Veränderungen die zusammenhängende typische Eirinde fehlte.

Die *getheilten* Eier angehend, so bildeten diese die Specialpolfelder der einzelnen Zellen nach den für das [**89**] Froschei angegebenen Regeln (s. S. 591) und behielten damit auch an vielen Zellen den, unter einem scheinbar sehr wirksamen Winkel zu den Stromfäden stehenden Zelläquator. An Eiern, welche erst in vier oder acht Zellen zerlegt sind, reicht jede Zelle noch bis zur Eimitte; da nun die Specialäquatoren der Zellen alle distal vom Pol, also gegen die rechtwinkelig zur Stromrichtung stehende Mittelebene des Eies gerichtet sind, so formiren alle Specialäquatoren der Zellen wieder den zusammenhängenden, scheinbar einheitlichen Aequator, der aber durch die gebrochene, nicht in continuirlich gleicher Richtung durchgehende Begrenzung bekundet, dass er nicht ein wirk-

licher Generaläquator ist. Diese Auffassung bestätigt sich auf's Neue nach weiterer Theilung des Eies, wo dann Zellen vorhanden sind, die durch andere von der Mitte getrennt sind, indem jede dieser Zellen ihren eigenen, von dem der mittleren Zellen durch die Polfelder dieser getrennten Aequator erhält. Dieses Verhalten bleibt bei lebensfrischen Morulae, ja Blastulae mit gerundeten Zellen auch noch auf einer Stufe der Zellzerkleinerung von dem Maasse bestehen, dass drei oder vier Zellen die Breite des eben erwähnten Gesammtäquators jüngerer, erst in vier oder acht Zellen zerlegter Eier einnehmen, wobei gleichwohl aber jede einzelne dieser kleinen Zellen für sich polarisirt ist; nur die der mittelsten Niveaufläche des Eies anliegenden Zellen berühren noch mit ihren Aequatoren einander und formiren so wiederum ein scheinbar einheitliches, aber jetzt nur sehr schmales Aequatorband. Diese Einheitlichkeit ist jedoch erst bei schon fein getheilten Blastulae wirklich vorhanden; denn wenn die Theilung noch nicht so weit vorgeschritten ist, erhält, wie beim Froschei, ein Theil der diesen Aequator bildenden Zellen jederseits ein Polfeld, nämlich diejenigen Zellen, welche durch ihr Vorspringen und zufolge der Gunst der Nachbarschaft von beiden Seiten her durch direct aus dem Electrolyten kommende Stromfäden getroffen werden können.

Bei sehr schwachem Strome sah ich nach längerer Durchströmung an Blastulae, dass die beiden mittelsten Zellreihen, die oben den scheinbar einheitlichen Aequator darstellten, jede ihr *Rindenpigment* fast ganz *in dem polwärts gelegenen Ende der Zelle anhäuften*, und dass *die Zellen* selber fast [**90**] zum doppelten ihrer vorherigen Grösse *in der Stromrichtung verlängert* wurden.

Werden Tritoneier nach der vierten und fünften Theilung mit $^1/_{20}$ gesättigter Carbolsäurelösung vergiftet und danach durchströmt, so bilden sie, wie die entsprechend behandelten Froscheier, bei vollkommener Erhaltung der Zellrundung, zunächst die Specialpolfelder der Zellen; diese Einzelfelder vergrössern sich aber sofort auf den Polseiten des Eies über die ganze Aussenfläche der Zelle zur Bildung der beiden Generalpolfelder des Eies; während gleiche, nicht

vergiftete Eier ihre zuerst gebildeten Specialpolfelder mehrere Minuten lang in constanter Grösse behalten, sie aber in verstärktem Maasse verändern und Zellniveaufurchen entstehen lassen, um erst später auf einmal zur Bildung der Generalpolfelder überzugehen.

Mit Zeiss' Objectiv A konnte ich an einer in kleine Zellen getheilten Blastula Folgendes beim Durchströmen erkennen. Zuerst entsteht an den seitlichen braunen Zellen im Bereiche des Zellpolfeldes eine ganz feine weisse Granulirung, wie durch Dottersubstanz, die durch die Rinde getreten ist; jede Zelle bildet ihre braune Niveaulinie; danach erfolgt Aufplatzen der Zellrinde längs der Niveaulinie [offenbar in Folge von Contraction des Protoplasma an der Grenze des Veränderten und Unveränderten] und massiger Austritt von Zellinhalt, in welchem man oft eine helle, wohl dem Kern entsprechende Stelle sieht. Es erfolgt also hier dasselbe im Kleinen, was ich an den ersten Furchungskugeln und am ganzen ungetheilten Frosch- und Tritonei gesehen hatte. Die Specialpolfelder der Zellen waren im vorliegenden Falle am Pole am grössten und nahmen gegen den electrischen Aequator des Eies allmählich an Grösse ab. Die Zelle in der Mitte des Polfeldes hatte statt einer Anhäufung des Pigmentes in einer Niveaulinie einen grossen, braunen, runden Fleck in der Mitte der Aussenfläche der Zelle, der zugleich das Polfeld darstellte und von einem helleren Saume, dem Zelläquator, rings umgeben war.

Die Verfärbung der Polfelder ist also deutlich mit dem Durchtritte von weissem Zellinhalt durch die Zellrinde verbunden; zugleich findet eine Pigmentanhäufung an der Niveaulinie statt; darauf erfolgt Contraction, Aufplatzen der Zellen und Entleerung von viel Zellinhalt als *Extracellulat*.

[**91**] Auch an einer noch älteren Entwickelungsstufe, an einer dem Schlusse nahen Gastrula, welche umgekehrt, d. h. mit dem Urmunde nach oben gewendet lag, konnte ich deutlich sehen, dass noch jede einzelne Zelle ein Polfeld bildete, welches gegen den Pol gewendet war.

Im *feineren Verhalten schon vielfach getheilter Eier*

bieten sich jedoch wieder, wie beim ungetheilten Ei, nach Stromstärke, Stromdauer und offenbar auch in hohem Maasse nach der Individualität der Eier mannigfache theilweise entgegengesetzte „Variationen" dar, die jetzt dargestellt werden sollen. Die Versuche sind jedoch noch nicht zahlreich genug, um uns zu gestatten, diese Verschiedenheiten vollkommen nach den drei genannten Momenten zu sondern.

An der grob und fein getheilten Morula, sowie auch an der Blastula sah ich wiederholt deutlich, dass in einem bestimmten Stadium der Durchströmung die Zellpolfelder in einem gewissen grösseren Abstande vom Pole und in einem kleineren von der Niveaulinie am grössten sind, und dass das der Bildung der Specialpolfelder (selbst nach sofortiger Unterbrechung des Stromes) nachfolgende Aufplatzen der Zellen längs der Niveaulinien am stärksten erfolgt in einer Zone des Eies etwa um $^1/_4$—$^1/_5$ Polfeldradius weit polwärts vom Aequatorrande: das Aufplatzen ist an dieser Stelle so stark, dass die daselbst befindlichen Zellen ganz verschwinden und die jederseits angrenzende Zellreihe auch noch sehr stark verändert wird. Die polwärts, sowie die gegen den Aequatorrand hin von dieser Zone des Aufplatzens gelegenen Zellen sind dann weniger intensiv verändert, und zwar die ersteren mit gegen den Pol stetig abnehmender Intensität. Während also die erste Wirkung vom Pole sich ausgebreitet hat, wird dieser fernerhin doch am wenigsten vom ganzen Polfeld verändert. Durchströmt man dann das Ei nochmals in gleicher Richtung, so schreitet, wie beim ungetheilten Ei, die Veränderung gleich auf Kosten des Aequators weiter, und es bildet sich bald eine nunmehr jederseits sogleich continuirlich gerichtete durchgehende Niveaulinie aus, die stets äquatorwärts von der früheren Stelle stärkster Veränderung gelegen ist.

[**92**] Wenn man dagegen continuirlich durchströmt, so bildet sich nicht an der erst erwähnten Zone eine so starke Veränderung aus, sondern die Veränderung schreitet noch eine Zeit lang, wenn auch mit rasch abnehmender Geschwindigkeit, äquatorwärts fort, und erst später entsteht eine vom Pole entfernter gelegene Zone stärkster Veränderung, also des Aufplatzens.

Nach sehr kurz dauernder Durchströmung war die Localisation der intensivsten Veränderung eine andere. Bei blos drei Secunden langer Durchströmung hörten die Veränderungen erst einige Zeit nach der Unterbrechung auf, waren aber deutlich am Pole selber am intensivsten; die Zellen daselbst waren in toto weiss geworden, während die entfernten oberen Zellen entsprechend der Breite ihrer Polfelder blos zu ein halb bis ein Drittel weiss waren.

Bei längerer Durchströmung dagegen sah ich im Gegensatze zur obigen Mittheilung einige Male, dass die Polfeldbildung nicht am Pole, sondern an einer etwas davon entfernten Zone begann und sich von da polwärts und äquatorwärts ausbreitete.

Bei sehr schwachem Strome entstanden an einem erst in der dritten Furchung begriffenen Ei nach 30 Secunden langer Durchströmung Polfelder mit braunen Niveaulinien als Grenzen, und äquatorwärts unmittelbar daneben brach die Eirinde; es bildete sich jedoch auch bei zehn Minuten langer weiterer Durchströmung kein allgemeiner Aequator, und die Polfelder vergrösserten sich nicht; während zum Beispiele bei einer Gastrula mit dem gleichen Strome eine Zeitlang eine stetige Vergrösserung stattfand.

Viele, behufs Verzögerung der Entwickelung in dem Eisschranke aufbewahrte Eier blieben auf der Gastrulastufe stehen und verfärbten sich allmählich grau. Beim Durchströmen entleerten manche dieser grauen Gastrulae ihre oberflächlich liegenden Zellen in sehr starkem Maasse, so dass fast das ganze Protoplasma nebst dem Zellkern ausgestossen wurde; und zwar geschah dies bei genügend starkem Strome an der ganzen Oberfläche der Gastrula. Andere solche Gastrulae bildeten nur geringe Extracellulate, welche auf den Polseiten am stärksten waren. Wieder andere bildeten blos eine graue Verfärbung der Polseiten.

[**93**] Eine eventuelle Verschiedenheit in der Breite des Gesammtäquators an lebenskräftigen und an geschwächten Eiern schien mir von Bedeutung für die Theorie der beobachteten Erscheinungen; daher habe ich mich bemüht, an den noch vorhandenen letzterwähnten Gastrulae Sicheres darüber zu ermitteln, ohne indess ein klares Resultat gewinnen zu können. An einigen Gastrulae

trat auch bei einem schwachen Strome an den Polseiten so viel Extracellulat aus, dass es sich von der Eioberfläche ganz loslöste, confluirte und aufsteigend den in Folge der Schwäche des Stromes breiten Aequator bedeckte und ihn so rasch der Beobachtung entzog; während doch längere Zeit durchströmt werden muss, um einen definitiven, von der Strömungsdauer und Reactionsgeschwindigkeit unabhängigen Aequator zu erhalten.

Der Vergleich nun solcher schon verfärbter, alter Gastrulae mit noch braunen in Bezug auf die Breite des Aequators hat kein sicheres Resultat ergeben; denn erstens waren die initialen Polfelder unter gleichen äusseren Umständen nur wenig und in nicht constanter Weise verschieden, zweitens reagirten beim Wachsthum der Polfelder beide Sorten von Gastrulae nicht prompt, so dass der electrische Aequator des Eies nicht seine typische, oben in der Mitte breiteste, von da gegen den Eiäquator etwas abnehmende, dann auf der unteren Hemisphäre constante Breite hatte; ferner, weil, wie erwähnt, die Extracellulate oft aufstiegen und die Grenze verdeckten. Und wenn auch zu erkennen war, dass die Grössenunterschiede nur gering sind. so wissen wir nicht, ob die älteren Gastrulae ihren Aequator deshalb nicht unter $^{1}/_{10}$ Eidurchmesser verkleinerten, weil sie noch widerstandsfähiger waren, oder weil sie schon fast getödtet, also nicht mehr reactionsfähig waren.

Zur Entscheidung dieser Alternative vorgenommene secundäre Durchströmungen in rechtwinkelig zur ersteren stehender Richtung ergaben nur noch so unbestimmte Reactionen, dass man eher zur letzteren Annahme geneigt sein konnte. Erkennbar war, dass der Aequator nach längerem Durchströmen von etwa fünf Minuten eine feste, aber oft unregelmässig gestaltete Grenze gewann, dass dann der so begrenzte Aequator lange Zeit bei fortgesetztem Durchströmen sich unverändert erhielt, um dann [**94**] bei den noch braun gewesenen Gastrulae mit einem Male sich in toto zu verfärben. An den schon vor der Durchströmung grau gewordenen Gastrulae, an denen die Polfelder eben nur durch Bildung deutlicher Extracellulate kenntlich sind, ist natürlich eine solche plötzliche Verfärbung des Aequators nicht feststellbar.

An einigen wenig reagirenden Gastrulae trat so wenig Dotter aus den Zellen aus, dass man ausser dem Aequator auch das Polfeld noch genauer sehen konnte; da erkannte ich, dass am Pole und dessen nächster Umgebung die Zellen noch braun waren, während der Aequator schon auf 1/8 Eidurchmesser verkleinert war, und die Zellpolfelder neben ihm stark grau verfärbt sich darboten.

Der Pol war also auch hier wieder die Stelle geringerer Reaction. Man könnte denken, dies rühre davon her, dass die Pole bei der gewöhnlichen Einstellung der Eier immer an dem Eiäquator liegen, welcher weniger empfindlich sei, so dass also die geringere Veränderung auf schwächerer Reactionsfähigkeit beruhe. Diese Auffassung wird jedoch dadurch widerlegt, dass an der Stelle, wo die Niveaulinien den Eiäquator schneiden, eine intensive Veränderung sich findet.

Es muss zunächst dahin gestellt bleiben, ob diese schwächere Affection des Poles auf einem an dieser Stelle geringeren Einfall von Stromfäden, was nicht wahrscheinlich ist, oder auf geringerer Brechung der eintretenden Stromfäden, oder auf einem besonderen Verhalten des Eies als Ganzen, zufolge dessen es mehr an der Grenze des electrischen Aequators und des Polfeldes reagire, beruht. Letzteres würde erklärlich machen, dass bei schwächeren Strömen die allein vorhandene, aber starke Verfärbung am Pole sich findet, weil dabei das Polfeld eben blos auf den Pol sich beschränkt; aber es wäre nicht zu verstehen, wie die in einzelne, für sich reagirende Zellen getheilte Morula und Blastula ebenfalls so als Ganzes reagiren sollte.

Manchmal platzt an der oberen Hälfte der Blastula längs der Niveaufurche die ganze Zellenlage, welche den grossen inneren Hohlraum von oben bedeckt, in grosser Ausdehnung auf, und es entleert sich aus dem Spalte eine so reichliche Menge Inhalt, als erfolgte eine Contraction des ganzen Gebildes. [**95**] Das Maximum der späteren Veränderungen der Blastula ist jedoch deutlich an den Niveaulinien localisirt. Liegt die Blastula mit dem braunen Pol nicht wie gewöhnlich nach oben, sondern nach der Seite einer Electrode hin, so kann man sehen, dass wieder, wie am

ungetheilten Ei bei gleicher Lage, das braune Polfeld kleiner wird als das gelbe.

Bezüglich des Einflusses der *Gestalt* des Gebildes auf die Gestalt und Lage der Polfelder wurden noch einige wichtige Beobachtungen gemacht. An einer durch Alter etwas geschrumpften, nach einer Seite zugespitzten und in dieser Richtung mit einer tiefen Längsfurche versehenen Gastrula, die in Längsrichtung durchströmt wurde, entstand auf der spitzen Seite ein viel grösseres Polfeld als auf der stumpfen und in der Tiefe der schmalen Furche, obwohl sie im Bereiche des Polfeldes lag, blieb die Veränderung aus. Letzteres Verhalten wurde an mehreren anderen, mit tiefen Gruben versehenen Gastrulae bestätigt, selbst wenn die Oeffnung der Grube gegen die Electrode hin gewendet worden war.

Auch eine Semiblastula, an welcher also blos die eine Hälfte der beiden durch die erste Eitheilung gebildeten Zellen sich entwickelt hatte, wurde durchströmt, und zwar in Richtung der Vereinigung beider Hälften. Die ungetheilte Eihälfte reagirte nicht, während an der entwickelten Hälfte alle Zellen ihren Inhalt ausstiessen, sodass also kein Gesammtäquator stehen blieb.

Ein Triton-*Embryo* mit eben erst geschlossener Medullarfurche entwickelte Polfelder wie ein entsprechender Froschembryo und liess erkennen, dass im Bereiche des Polfeldes jede Oberflächenzelle einen weissen Vorsprung (Extracellulat?) bildete, wodurch die graue Färbung der Polfelder bedingt war.

Nach dieser Schilderung der äusseren Erscheinungen der Polarisation der Tritoneier seien noch einige Experimente mitgetheilt, welche angestellt wurden, um den diesen Erscheinungen zu Grunde liegenden *Vorgängen* ein wenig näher zu treten.

[**96**] Man könnte denken, die Bildung der Niveaufurchen und ihr Aufplatzen wären Vorgänge, die an das Vorhandensein der ganzen Eirinde gebunden wären, indem der Zug nach innen nur dann zum Platzen der Eirinde führen könnte, wenn diese am Nachrutschen von der Seite her durch ihr Geschlossensein und die Anfüllung mit Inhalt gehindert wäre. Dies zu prüfen, brachte ich nackte, ungetheilte Eier vor der Durchströmung zum Platzen. Beim Durchströmen

jedoch bildeten sich im Bereiche der Niveaulinien erst kleine, runde Extraovate, darauf platzte die Eirinde im ganzen oberen Bereiche der Niveaulinie wie gewöhnlich, der Rand des Polfeldes sank alsdann rasch seitlich abwärts, wie nach unten gedrängt, so dass ein breiter Spalt entstand. Die Durchbrechung der Eirinde an der Niveaulinie ist also ein Vorgang, dessen Ursachen an der Stelle der sichtbaren Veränderung oder in unmittelbarer Umgebung derselben sich befinden. In dem durch den Spalt sichtbar gewordenen, halbflüssigen Eiinhalte waren lebhafte nach verschiedenen divergirenden Richtungen gehende Strömungen erkennbar, die aber alle nach aussen führten. Während der Dauer der Durchströmung vergrösserte sich das durch den Spalt entleerte Extraovat; wieder eine Erscheinung, welche auf Contraction hinweist.

An einem Ei, welches nach dem Zerdrücken zum grössten Theile, etwa 7/8 ausgeflossen war, und daher noch aus der lang gedehnten, längs gefalteten Eirinde mit wenig Inhalt bestand, zogen sich die Niveaulinien tief ein, wie an einem normalen ungetheilten Ei, und die Polfelder wölbten sich danach stark über; allmählich aber verbreiterte sich der Aequator und erhielt wieder Streifen in polmeridionaler Richtung.

Nackte, d. h. nicht mit Eirinde überkleidete *Extraovate* lassen auch beim Tritonei keine polare Veränderung erkennen; sie verändern sich aber an ihrer Oberfläche in einer besonderen Weise, welche jedoch auch ohne Durchströmung vorkommt und wohl nur durch die Berührung mit dem Wasser bedingt ist.

Polare Veränderungen, Niveaufurchenbildung und dadurch bewirkte Abgrenzung einer unveränderten Aequatorzone finden blos an den mit Eirinde bedeckten Theilen statt. Ein solches Extraovat kann zwei verfärbte Polfelder bilden. Liegt daneben ein nacktes, noch mit ersterem in Zusammenhang stehendes Extraovat, welches [**97**] aber, wie oft, durch eine tiefe Furche vom anderen abgesetzt ist, so ist ein Einfluss des nackten Extraovates auf die Lage der Polfelder an dem mit Rinde versehenen Extraovat nicht wahrnehmbar.

Fehlt dagegen eine solche trennende Furche und liegt das nackte

Extraovat gegen eine Electrode hin, so bekommt auf dieser Seite der mit Rinde versehene Theil des Extraovates kein oder ein entsprechend schmaleres Polfeld, und der Aequator wird so breit, als gehöre er dem ganzen Gebilde an. Ist auf der anderen Seite noch ein nacktes, nicht durch eine Einschnürung abgesondertes Extraovat, so kann auch auf dieser Seite das Polfeld ganz fehlen, und der Aequator wird somit noch breiter. Stehen die nackten Extraovate im Stromfelde seitlich vom rindenbedeckten Stammtheile des Eies, so sieht man, dass die beiden tiefen Niveaufurchen des letzteren sich nicht auf den anliegenden, unbedeckten Theil fortsetzen. Also zur Bildung der Niveaufurchen ist wie zur Polfeldveränderung die Rinde und vielleicht noch das ihr unmittelbar anliegende Protoplasma nöthig.

Auch ein losgelöstes Stückchen eines schon in dritter Furchung begriffenen Eies, welches in seiner Grösse einer Furchungszelle entsprach und rings mit Eirinde bekleidet war, reagirte wie ein ganzes Ei mit zwei Polfeldern und aufgeplatzten Niveaulinien.

An weiter in Zellen zerlegten Eiern bekommt man natürlich keine mit Rinde bedeckten eigentlichen Extraovate mehr. Dagegen erhält man nun leichter *isolirte ganze Zellen*, deren Verhalten gleichfalls von Interesse ist.

Vollkommen isolirte, also einzeln freiliegende, braune oder weisse *Blastulazellen* bilden gewöhnlich keine Polfelder beim Durchströmen, sondern platzen an beiden Polen auf und entleeren fast vollkommen ihren Zellinhalt, und zwar, sofern kein äusseres Hinderniss vorhanden ist, in Richtung des Stromes (siehe Taf. IX, Fig. 17), ein Beweis der allseitig symmetrischen Rindencontraction um den mittleren Stromfaden; der mittlere, die Zellrinde vorstellende Theil mit etwas Inhalt, bildet oft blos einen Punct von nicht $^1/_{100}$ der ganzen Zellmasse. W. Kühne, sowie M. Verworn[1]) haben in ähnlicher Weise [**98**] Protisten bei der Durchströmung aufplatzen sehen. Dies Verhalten erinnert auch an dasjenige der ganzen ungetheilten Eier, welche, allerdings nur bei sehr schwachem Strom, blos an den Polen Extraovate und sonst kein Polfeld bilden.

1) W. Kühne, M. Verworn, siehe S. 576 und 577.

Hier an den freien Zellen erfolgt aber das Aufplatzen momentan beim Stromschlusse und mit so grosser Oeffnung jederseits, dass bei der augenscheinlichen Contraction der Rindenschichten die Entleerung des Eiinhaltes so rasch sich vollzieht, dass weder Zeit noch Gelegenheit zu einem Durchtritte durch die Fläche der Zellrinde gegeben ist.

Berühren sich „zwei" in Stromrichtung zusammenliegende Zellen so wenig, dass sie sich nur wenig, aber doch deutlich an einander abplatten, so entsteht das Extracellulat zuerst nur an den freien Polpuncten, danach aber auch an dem Berührungspuncte, obgleich an dieser Stelle keine Stromfäden vom Electrolyten aus eindringen können.

Viele der isolirten Zellen reagiren nicht. Zerfällt eine Blastula beim Zerreissen gleich von selber in viele einzelne Zellen, war also der Zellverband schon gelockert, indem sich die Zellen schon vorher gerundet hatten, d. h. befinden sie sich in dem Zustande, den ich als Framboisia embryonalis finalis interna benannt habe (s. S. 151, Anm. 1), der ein Zeichen des Absterbens ist, so kommt es vor, dass keine dieser Zellen mehr auf den Strom reagirt.

Da indess ebenso alte und gleich aussehende, ein wenig abgeblasste Blastulae und Gastrulae im Ganzen durchströmt oft noch deutliche Polfelder unter Austritt von weissen Kugeln aus den Zellen, also unter Aufplatzen der Zellen bilden, so lässt sich schliessen, dass durch die vollkommene Isolirung und das Liegen in Wasser oder halbprocentiger Kochsalzlösung die Zellen derart geschädigt werden, dass sie den Rest ihrer noch vorhanden gewesenen Reactionsfähigkeit einbüssen.

An einigen freiliegenden Zellen einer zerrissenen Gastrula, welche nicht wie viele andere beim Durchtrennen an beiden Polen aufgeplatzt waren, sah ich nach Auftropfen warmer Chromsäure und nachträglichem Auswaschen, zwei hellere proto- [**99**] plasmatische Polabschnitte und zwischen ihnen einen ein Drittel des Zelldurchmessers breiten, nicht scharf abgegrenzten Aequator, in dem die Dotterkörner angesammelt waren (siehe Taf. VIII Fig. 16).

Die isolirten älteren Zellen von etwa 35—110 μ können also,

wenn sie überhaupt auf den Strom reagiren, dies auf zweierlei Weise thun: entweder platzen sie an den Polen auf, oder, viel seltener, bilden sie bei doppelseitiger Bestrahlung zwei durch Ansammlung des Protoplasmas gebildete Polabschnitte; und in dem Protoplasma findet letzteren Falles manchmal eine sehr starke Ausscheidung von grossen Tropfen statt. Man darf mit dem zuletzt beschriebenen Reactionsbilde nicht verwechseln das nicht seltene Vorkommen von auch im nicht durchströmten Ei sich findenden Zellen, deren Dotter erst an zwei Seiten halbmondförmig angehäuft ist, wodurch der mittlere protoplasmatische Theil dann einen hellen, zwischen zwei Polfeldern liegenden Aequator vortäuschen kann.

Ein einziges Mal beobachtete ich an einer durch Zerreissung einer Blastula isolirten Zelle, welche dabei aufgeplatzt war, und etwa ein Viertel ihres Inhaltes in einer Richtung entleert hatte, die rechtwinkelig zu der späteren Durchströmung stand, dass der ausgetretene Zellinhalt beim Durchströmen sofort wieder eingezogen wurde; ein Aufplatzen an den Polen fand danach aber nicht statt. Es scheint also, dass die durch den Strom veranlasste Contraction sich unter veränderten Umständen in sehr verschiedener Weise bethätigen kann. Gleichfalls nur einmal sah ich an zwei sich berührenden runden Zellen einer zerrissenen Gastrula beim Durchströmen eine circuläre Strömung in denselben. Die eine Zelle bildete dabei einen Fortsatz in Richtung des Stromes und sie verschob sich etwas gegen die andere Zelle, während jedoch die Verklebungsstelle beider Zellen ihren Ort nicht änderte.

Wurde eine bereits durchströmte Gastrula zerrissen und die isolirten Dotterzellen nochmals durchströmt, so platzten mehrere von ihnen nun sogleich auf; dass Gleiche thaten auch die oberflächlichen Zellen ganzer Dotterklumpen; doch war nicht bekannt, ob die bei der zweiten Durchströmung noch in dieser Weise reagirende Substanz nicht etwa aus der Aequatorscheibe stammte.

[**100**] Ein anderes Mal beobachtete ich ein noch zusammenhängendes Stück einer Blastula, von welcher vollkommen isolirte Zellen beim Durchströmen an beiden Polen aufplatzten; gleichwohl sah ich an den das Stück bildenden Zellen dasselbe Verhalten wie

an einer ganzen Blastula, indem jede gegen eine Electrode gewendete Zelle zuerst ein dieser zugewendetes Polfeld bildete und danach an der Niveaulinie aufplatzte. An einem platten Stückchen von einer braunen, frischen Gastrula platzten blos die Zellen an den polarwärts gelegenen Rändern des Stückes auf, die Zellen auf den Flächen dagegen reagirten nicht; es zeigte sich, dass sie im Stromschatten lagen. Es war also dasselbe Verhalten, wie es die plattgepresste Froschgastrula bei der parallel zu den Seitenflächen erfolgenden Durchströmung darbot; hier reagirten auch blos die Zellen des bestrahlten Randes.

Schliesslich wurden schon ohne Microtomirung einige Beobachtungen über das *innere Verhalten* der durchströmten *Gastrulae* des Triton gemacht.

Auch an Gastrulae entsteht manchmal durch Aufplatzen im Bereiche der Niveaufurche oben ein grosser offener Spalt, ein Loch; aus diesem sah ich einmal viele kugelige Zellen, jede mit zwei trüben, polar gegenüber stehenden Abschnitten, herausströmen. Ein anderes Mal beobachtete ich an einer noch deutlich braunen Gastrula, dass die Dotterzellen aussen weiss, trüb wurden, ihre gelbliche Farbe also aussen verloren. Als danach eine Spaltung an einer der Niveaufurchen entstand, tödtete ich sofort das Ei in erwärmter Chromsäure; darauf sah man an der Bruchstelle, dass die Zellen aussen weiss-trüb, innen gegen die Höhlung der Gastrula hin noch gelblich und durchscheinend waren. Isolirte dieser Zellen im auffallenden Lichte bei Zeiss' Objectiv A. u. C. betrachtet, zeigten das äussere, trübe Polfeld in einigem Abstande vom Pole mit einem Ringe blasenartiger grosser Erhebungen besetzt, siehe Taf. VIII Fig. 15; optisch gleich sich verhaltende kleinere Tropfen waren im Polabschnitt selber enthalten und nahmen an Grösse sowohl gegen den Pol wie gegen den beide Polfelder trennenden Aequator ab. Dieser letztere war parallel contourirt, breit und erschien leicht braun, homogen und schwach durchscheinend. Der scharf gegen ihn abgegrenzte [**101**] innere Polabschnitt war mit Dotterkörnern erfüllt und trüber als der Aequator, gleichwohl aber viel durchscheinender als der äussere Polabschnitt.

Diese Erscheinungen fanden sich zumeist an den Dotterzellen, doch auch an manchen braunen Zellen der oberen Hemisphäre. Beim Erschüttern des Microscopes wendeten sich die in halbprocentiger Kochsalzlösung befindlichen Zellen mit den weissen Polen nach oben, wohl ein Zeichen, dass dieser Abschnitt specifisch leichter war. Eine der Zellen wurde gemessen; sie war 97 μ gross, der Aequator 10 μ, also $^1/_{10}$ Durchmesser breit, während das ganze Ei einen Aequator von $^1/_5$ Durchmesser hatte.

Bei durchfallendem Lichte war ein abgegrenzter Aequator an diesen polarisirten Zellen nicht mehr zu sehen; sondern die ihn bildende äusserst feinkörnige (wohl protoplasmatische) Substanz ging continuirlich in die Substanz des weissen äusseren Polfeldes über, die oben mit den 0,9—0,5 μ grossen Tropfen durchsetzt war, während die den Kranz bildenden freien, blasigen Erhebungen bis 21 μ Durchmesser erlangten. Der innere Polabschnitt war gleichmässig und dicht mit den 2,1—3,5 μ grossen Dotterkörnern erfüllt. Bei manchen dieser Zellen war das weisse Polfeld etwas zugespitzt, das gelbe, innere war immer halbkugelig. Dieses Gestaltverhältniss konnte auch einen Antheil an der Aufwärtswendung der weissen Pole bei Erschütterung haben. Andere, vielleicht nicht von der Oberfläche stammende Zellen zeigten auch im auffallenden Lichte blos ein weisses Feld ohne blasige Erhebungen und ein gelbes Feld, ohne einen Aequator zwischen sich zu fassen. Wie weit so veränderte Zellen sich ins Innere des Eies erstrecken, wird später nach Microtomirung der aufgehobenen Objecte vielleicht erkennbar sein.

Ob das gelbe Feld als Polfeld oder blos einfach als der nach der Sonderung des Protoplasmas vom Dotter und nach dem Uebertritt der Hauptmasse des Protoplasmas in das vom Strom bestrahlte Zellstück verbliebene Zellrest aufzufassen ist, sei für jetzt dahin gestellt. Verworn sah[1]) an Amoeba limax, verrucosa und diffluens, welche aber nicht mit dem Wechselstrom, sondern [**102**] mit dem galvanischen Strom behandelt waren, das hyaline Protoplasma sich auf der Kathodenseite sammeln, während das körnige

[1]) M. Verworn, Pflüger's Arch. Bd. 48, Taf. 3.

die Anodenseite einnahm; und an Pelomyxa palustris wurden Reste des hyalinen Protoplasmas an der Kathodenseite als hyaline blasenförmige Erhebungen hervorgepresst.

Polarisirende Wirkung des Wechselstromes auf Fischeier (von Telestes Agassizii).

Ehe wir aufwärts zu den an Reptilien gemachten Beobachtungen übergehen, sei über bezügliche Erscheinungen an Fischen berichtet.

Aus der Classe der Fische verwandte ich Eier und Organe von 5 Stück des kleinen Knochenfisches Telestes Agassizii (Heckel), des Laugen.

Es traten hier im Wesentlichen die vom Frosche bekannten Erscheinungen wieder auf, doch fügte sich auch wieder mancher neue Zug in das Bild ein; und manche Erscheinungen traten verstärkt hervor, andere zeigten sich abgeschwächt.

Die Eier dieses Fisches bestehen, im Groben betrachtet, aus einer grossen, gelblich durchscheinenden kugeligen Dottermasse, welche von einer dünnen Protoplasmaschicht überzogen ist, die sich auch vielfach in's Innere fortsetzt.

Nach der Befruchtung des Eies scheidet sich die Hauptmasse des inneren Protoplasmas als Bildungsdotter an einer Stelle aus und bildet hier einen Hügel, ähnlich wie die Hornhaut am Augapfel. Die übrige Hauptmasse stellt den Nahrungsdotter dar. Der entstandene Hügel heisst die Keimscheibe, und diese allein wird bei der Furchung in Zellen zerlegt. Die Verbindungslinie der Mitte der Keimscheibe und der Mitte des Nahrungsdotters heisst die Eiaxe.

Beim Durchströmen solcher befruchteter, noch *ungetheilter Eier* mit dem mir zur Verfügung stehenden Wechselstrom bildete jedes Ei rasch eine tiefe Furche, welche das Ei fast ganz durchtheilte und annähernd halbirte. Die Furchen standen anscheinend regellos im Stromfeld durcheinander. Bei denkender Betrachtung aber fiel auf, dass keine einzige Furche ganz oder auch nur annähernd in Richtung der Stromfäden des electrolytischen Feldes stand, sondern dass eine annähernd rechtwinkelige Stellung zu dieser Richtung, aber mit häufigen [**103**] Abweichungen von

20—30° sich in dieser Mannigfaltigkeit ausspricht. Betrachtete man Eier, deren Furche in einer Niveaufläche des electrischen Feldes stand, so waren es solche, deren Eiaxe entweder senkrecht oder, wenn schief resp. wagrecht, aber gleichwohl auch in einer Niveaufläche, oder gerade in einer Stromlinie stand.

Sorgt man dafür, dass alle Eier senkrecht stehen, so stellt die Summe dieser Furchen wieder ebenso schön wie beim Froschei die Niveauflächen dar. Der Grund der Furche entspricht dem Aequator, die beiden Seitenmassen den Polfeldern resp. Polabschnitten, welche im Bereiche der Keimscheibe trüb werden und etwas feine, schwer sichtbare Substanz austreten lassen, während das Protoplasma des Aequators vollkommen klar bleibt, siehe Taf. IX Fig. 18. Im Bereiche des Dotters ist manchmal, aber nicht immer eine Trübung an der Oberfläche der durch die Niveaufurchen markirten Polfelder deutlich.

Der Vorgang dieser Reaction bei einem mit der Eiaxe senkrecht stehenden Ei ist folgender. Es entstehen nach wenigen Secunden der Durchströmung im Bereiche der Keimscheibe die beiden trüben Polfelder, darauf unter Verlängerung des Eies in der Stromrichtung zwei seichte Furchen im Abstand von etwa 1/3 Eidurchmesser, rechtwinkelig zur Stromrichtung; diese Furchen vertiefen sich und nähern sich etwas einander und ihre sich erhebenden Seitentheile knicken sich fast rechtwinkelig gegen den electrischen Aequator des Eies ab. Die durch die Furchen abgegrenzten Polabschnitte vergrössern sich und überhöhen somit ringsum den allmählich schmaler und auch im Ringdurchmesser kleiner werdenden Aequator, so dass schliesslich der Aequator in der Tiefe zwischen den beiden einander genäherten Polfeldern fast verschwindet und das Ei anscheinend durch eine einzige tiefe Furche getheilt ist. Der Profilcontour des Aequators ist nach aussen convex oder auch gerade und wird seitlich durch die rechtwinkelig zu ihm sich erhebende Innenfläche der Polabschnitte begrenzt. Die Keimscheibe dehnt sich dabei mit ihren mittleren Theilen allmählich, am meisten jederseits längs des electrischen Aequators und der Niveaukanten gegen den Dotter nach abwärts aus.

Um den Vorgang auf das beim Froschei beobachtete Geschehen

zu beziehen, so entstehen Niveaufurchen, welche viel [**104**] tiefer einschneiden als beim Froschei, und die Polabschnitte vergrössern sich dabei entsprechend mehr auf Kosten der Substanz der Aequatorscheibe. Im Bereiche der Keimscheibe kommt noch eine ausgesprochene Trübung des Protoplasmas des Polabschnittes hinzu. Aus dem Polfeld wird auch hier etwas Substanz ausgeschieden, aber nur als ein zarter Schleier, also nicht annähernd so viel, als beim Frosch- und Tritonei durch die Rinde der Polfelder hindurchtritt. Der Abstand der Polabschnitte ist, gleich wie beim Froschei, im Bereiche des Bildungsdotters (scil. der Keimscheibe) wieder etwas grösser als im Bereiche des Nahrungsdotters. Auch hier überdauert der Ablauf der Veränderungen, besonders die Abschnürung der Polabschnitte von der Aequatorscheibe, die Durchströmung, wenn diese von nur kurzer Dauer war.

Steht die Axe des Eies annähernd in Richtung der Stromlinien seines Ortes im electrischen Felde, so schnürt sich die Keimscheibe etwas vom Dotter ab und wird für sich in zwei trübe Polabschnitte und einen zwischen ihnen liegenden, hell bleibenden Aequator von Niveauflächenrichtung zerlegt; aber diese drei Theile scheiden sich nicht durch Furchen von einander, siehe Taf. IX Fig. 19.

Die beobachteten Abweichungen in den Richtungen der Grenzfurchen der Polabschnitte von den Richtungen der Niveauflächen des electrischen Feldes lassen sich vielleicht auf die unverkennbare mechanische Tendenz des Eies, die Furchen annähernd durch die Mitte sowohl der Keimscheibe wie des Dotters hindurch zu bilden, zurückführen, obgleich geringe Abweichungen nicht selten sind. Verläuft der durch die Mitte der Keimscheibe gehende Aequator im Dotter stark excentrisch, so findet bald eine Abknickung der Aequatorscheibe und ihrer Grenzfurchen statt. Ueberhaupt folgt der Aequator der Keimscheibe strenger der Richtung der Niveauflächen, als der Aequator des Dotters, der auch bei geeigneter Stellung der Eiaxe oft etwas schief zur bezüglichen Niveaufläche des Mediums verläuft. Bei schief mit der Keimscheibe gegen eine Electrode stehenden Eiern kommt es auch vor, dass die Niveauringfurchen zu-

nächst rein auf dem Dotter entstehen und dann sich seitlich gegen die Keimscheibe verschieben. Hier hat sich also wohl das Rinden-[**105**]protoplasma des Dotters im Bereiche des Niveauringes zuerst contrahirt, und dann erst hat sich die Contraction auf die Keimscheibe fortgesetzt.

Die trüb gewordenen Polabschnitte der Keimscheibe sind (in Folge einer Contraction?) erheblich fester als ihre Umgebung, wie man beim Zerreissen wahrnimmt.

Hat sich der zur Keimscheibe gehörige Bildungsdotter vor der Durchströmung noch nicht vom Nahrungsdotter abgesondert, so geschieht diese Sonderung rasch beim Durchströmen und erinnert so an die Bildung eines protoplasmatischen und eines die Dotterkörner enthaltenden Polabschnittes an den Zellen der durchströmten Gastrula des Triton.

Auch an blos *amöboiden Fortsätzen der Keimscheibe,* wie sie nach der Auslösung des lebenden ungetheilten Eies aus seiner Hülle entstehen, ebenso wie an durch Scheerenschnitt isolirten Stückchen selbst blos von $^1/_8$ der ungefurchten Keimscheibe bilden sich die trüben Polfelder und zwischen ihnen bleibt ein heller, parallel contourirter, scharf begrenzter Aequator. An grösseren, von beiden Seiten bestrahlten Stücken erfolgt auch noch Abschnürung der Polabschnitte.

An ganz nackten Eiern sieht man, dass auch am Dotter im Bereiche der Niveaufurche die oberflächliche Protoplasmarinde trüb wird, gleich dem Protoplasma in den Polabschnitten der Keimscheibe.

Bei eventueller Quercontraction zur Eiaxe bleiben die in und neben der Eiaxe verlaufenden parallelen Säulen von Dotterkörnchen, die durch Protoplasma von einander getrennt sind, erhalten, werden aber gedehnt.

Bei geringer Erwärmung der Fischeier erfolgt ebenfalls wie beim Frosch die Reaction auf den Strom rascher. Nach fünf Minuten langer Erwärmung der Eier auf 40° C. jedoch bleibt bereits das sonst rasch vorübergehende Stadium der starken Ueberhöhung des Aequators mit noch weit offener Aequatorfurche lange Zeit bestehen.

Nach vier Minuten langer Erwärmung auf 46° C. ist die Keimscheibe schon trüb und reagirt gewöhnlich nicht mehr; im Bereiche des Dotters jedoch fand bei einigen Eiern noch eine geringe Einschnürung statt.

An schon ein- oder mehrfach *getheilten Fischeiern* entstehen trübe Specialpolfelder, welche meist den für die [**106**] Froscheier gegebenen, durch die Bestrahlung bedingten Regeln entsprechen. Ist jedoch die Keimscheibe im Morulastadium gegen die Electrode gewendet, so schnürt sie sich zuerst wie am noch ungetheilten Ei durch eine tiefe, in Niveauflächenrichtung stehende Furche vom Dotter ab, wird dadurch selber etwas abgeplattet kugelig und zeigt später zwei durch einen unveränderten Aequator getrennte, aus theilweise polarisirten Zellen gebildete Polseiten, aber keine Niveaufurchen.

Da bei diesen Eiern die Zerlegung in Zellen nur einen kleinen Abschnitt der Eikugel ergreift, so ist Gelegenheit zu einigen weiteren, über die am in toto zerlegten Frosch- und Tritonei hinausgehenden Beobachtungen gegeben. Leider hinderte Mangel an Material, diese Möglichkeit genügend auszunutzen. Zwei Mal sah ich, dass die schief zu den Electroden stehende, getheilte Keimscheibe auf der einen Seite im Profilcontour drei mit je einem Polfeld versehene Zellen enthielt; darauf folgte eine einzige, trotz ihrer auf einer Seite der Electrode direct zugewendeten Fläche unveränderte, also den Aequator repräsentirende Zelle, während die allein noch übrige anstossende Zelle der anderen Seite, welche nur von der anderen Electrode bestrahlt wurde, mit ihrem einen Polfeld zugleich die ganze zweite Polseite der Profilansicht der Keimscheibe repräsentirte. Dies Verhalten lässt sich kaum noch auf die vom Frosch und Triton bekannten Verhältnisse beziehen; und ich habe auch Vertheilungen der Polfelder gesehen, die dies noch weniger als möglich erscheinen lassen, also eine eigene Deutung erfordern werden. So beobachtete ich z. B. eine Morula mit schief zu den Niveauflächen stehendem, also anscheinend von einer Seite her bestrahltem Aequator, der von zwei einander gleich grossen, aber anscheinend auch von einer und derselben Electrode bestrahlten, aus gesondert polarisirten Zellen bestehenden Polfeldern flankirt wurde.

Grössere und kleinere Stücke der Morulakeimscheibe bilden gleichfalls zwei Polfelder, ohne sich jedoch dabei sichtbar zu contrahiren. Bei Besichtigung mit Zeiss' Objectiv E sieht man, dass viele der 29—35 μ grossen Zellen durch reichlichen Gehalt an kleinen und grossen Körnchen ganz trüb sind.

[**107**] Vier Tage alte, durchscheinende *Embryonen* dieser Fischart, welche das Rückenmark geschlossen und den kugeligen Dotter schon zu $^4/_5$ umwachsen hatten, bildeten auch noch Polfelder und einen scharf begrenzten annähernd parallel contourirten Aequator. Zuerst wurde die epitheliale Bedeckung des Dotters, dann das äussere Epithel des Embryo trüb im Bereiche der Polfelder. Bei Durchströmung in sagittaler Richtung, also parallel zur Medianebene des Embryo verschmälerte sich das Rückenmark in transversaler Richtung und erhöhte sich dem entsprechend erheblich in dorsi-ventraler Richtung, und im Bereiche der Polfelder wurde eine geringe Menge fast flüssiger klarer Substanz von ihm ausgeschieden. Die Rückenmarkssubstanz selbst blieb durchscheinend, schien also nicht polarisirbar zu sein; doch wurden wegen der geringen Zahl der Embryonen die Versuche nicht genügend variirt, um dies als sicher auffassen zu dürfen.

Vorspringende bestrahlte reagirende Theile werfen wieder einen Schatten auf die in der Stromrichtung hinter ihnen liegenden Theile desselben Polabschnittes, so dass diese Theile erst später trüb werden.

Auch *Stücke von Embryonen* reagiren polar; an ihnen zieht sich während der Reaction zugleich die den Dotter umschliessende Schicht derart zusammen, dass der Dotter aus der Schnittstelle zum Theil ausgepresst wird. Die Schnittfläche des Dotters selber erlangt, so weit sie bestrahlt ist, nur geringe, punctirte oder fadenförmige Trübung, wohl entsprechend der geringen Protoplasmavertheilung im Dotter.

Die durchscheinende Beschaffenheit des Fischeies hätte Gelegenheit geboten, uns über eventuelle, beim Durchströmen im Bereiche des Aequators vor sich gehende moleculare Veränderungen durch die Beobachtung eines hindurchgesandten polarisirten Lichtstrahles zu

unterrichten; doch war ich zu dieser Zeit noch zu sehr mit der Uebersicht über die Hauptformen der vorkommenden gröberen Veränderungen beschäftigt, um schon an die Ermittelung der feineren Verhältnisse zu gehen; und später konnte ich kein weiteres Fischmaterial erhalten.

An noch durchscheinenden *Eierstockseiern* bis aufwärts zu einer Grösse von etwa 0,5 mm bringt der Wechselstrom mannig- [**108**] fache, aber nicht polar localisirte Veränderungen hervor, die jedoch selbst bei neben einander liegenden Eiern des Eierstockes oft verschieden sind. Fast ausnahmslos indess entsteht in dem mit einer klaren Flüssigkeit erfüllten, grossen, von einer Membran umschlossenen „*Keimbläschen*", an dessen Innenwand eine Anzahl glänzender Körnchen *(Nucleolen)* liegen, rasch eine *starke Vermehrung dieser Körnchen; danach entsteht* weiterherin eine protoplasmaähnliche, *dichte, feinkörnige, gelblichbräunliche, trübe Masse*, in der die glänzenden grösseren Körner liegen, die sich dann allmählich retrahirt, manchmal zu einer Scheibe mit vielen zackigen, kantigen Ausläufern. Den Zwischenraum zwischen der Kernmembran und dieser compacten Kernmasse füllt klare Flüssigkeit aus. In wenigen Zellen *verdickt sich rasch die Kernmembran* um das Drei- bis Sechsfache. Im „Zellleib" scheiden sich der Eimembran anliegende, nicht glänzende (paraplasmatische) grosse halbkugelige Tropfen von etwa 34 μ aus, die selten sich zu runden Tropfen ablösen und dann die äusserliche Zellschicht vacuolisirt erscheinen lassen. Das vorher helle *Protoplasma sondert sich* bei etwa ein Zehntel der Eier in eine äussere, gelbliche homogene und eine innere feinkörnige Schicht, die beide zusammenhängen.

Bei Eiern, welche schon einige Dotterkörner enthalten, werden dieselben zwischen diesen beiden Schichten angehäuft. Diese Veränderung erfolgt in 10—15 Minuten; während nichtdurchströmte Eier, 24 Stunden nach dem Tode desselben Fisches der Bauchhöhle entnommen, noch normales Aussehen darbieten. In Wasser liegende, nicht durchströmte unreife Eier behalten lange ihr wässeriges Keimbläschen, scheiden aber bald Flüssigkeitstropfen gegen die Eihaut hin aus, und zwar in grösserer Zahl als die durch-

strömten Eier dies thun. Ist diese Ausscheidung bei durchströmten Eiern zufällig an zwei gegenüberliegenden Stellen localisirt, so kann es den Anschein einer Polarisation erwecken; doch berichtigt die variable Richtung dieser Pole zur Stromrichtung sofort diese Auffassung. Auch die erwähnte Sonderung des homogenen Protoplasmas kann sich in dieser Weise anscheinend polar localisiren. Ueber diese besondere Structuren producirenden, also „morphologisch" wichtigen Veränderungen durch den electrischen Strom, gedenke ich genauere Untersuchungen anzustellen.

[**109**] Das *Herz* des erwachsenen Telestes bildet im Wechselstrom zwei blasse, tonisch contrahirte Polabschnitte und eine rothe Aequatorscheibe, letztere annähernd in Richtung der Niveaufläche des Ortes. Der Tonus der Polabschnitte überdauerte die Durchströmung. Auch die Vorhöfe betheiligten sich an dieser Reaction; und man kann bei Aenderung der Stromrichtung das zuerst erhaltene Reactionsbild umarbeiten lassen.

Die *Gallenblasen* dieses Fisches sind dünnwandig und reagiren daher sehr schnell: schon nach 30 Secunden sind die Polfelder sichtbar. Zuerst entstehen auf dem dunkelgrünen Grund an dem Pole rundliche, dann eckig werdende und mit einander zusammenfliessende hellgelbe Flecken, die annähernd gerundete Maschen einschliessen. Dieser Vorgang breitete sich von den Polen aus und führte bei der von mir gewöhnlich angewandten Stromstärke schliesslich unter steter Verschmälerung zum Verschwinden des Aequators. Bei Durchströmung der Blase in Längsrichtung geht die Vergrösserung der Polfelder manchmal unter Voraussendung gelber Zacken gegen den Aequator vor sich. Bei äusserst geschwächtem Strom blieben die Polfelder auch während 25 Minuten langer Durchströmung nur kleine Käppchen.

Anhängende Lebersubstanz beeinflusst in keiner erkennbaren Weise den Verlauf der sichtbaren Niveaulinien an der Gallenblase; dagegen wirft das angewachsene Fett als sehr schlechter Leiter natürlich einen kräftigen Schatten und alterirt so die Gestalt der Polfelder, indem an der Stelle dieses Schattens die Veränderung ausbleibt.

Polarisirende Wirkung des Wechselstromes auf Lacerta agilis.

Von Reptilien untersuchte ich nur Eidechsen (Lacerta agilis).

Die von einem dicht anliegenden Follikelepithel umschlossenen jungen Eierstockseier, also die *Eierstocksfollikel* ergaben bei Behandlung mit dem Wechselstrom folgende Resultate:

Durchscheinende Eierstocksfollikel von 0,5 bis 1,5 mm Grösse, deren Eier erst sehr wenige Dotterkörner enthalten, bilden deutlich trübe Polfelder; diese beginnen als isolirte trübe [**110**] Puncte am Pole, dann confluiren die Puncte, während am Rande neue solche Puncte auftreten, sich weiter ausbreiten und eckig-maschige Netze bilden von 21—30 μ Maschenweite. Mit Zeiss' Objectiv C sieht man an Eiern von 0,9—1,0 mm Grösse, dass die trüben Puncte und Netze aus feinkörnigem Protoplasma mit eingeschlossenem Kern bestehen, also getrübte Follikelepithelzellen sind.

Diese Polfelder wachsen noch erheblich nach dem Aufhören des Stromes; ja bei kurz dauernder Durchströmung treten sie überhaupt erst mehrere Minuten danach auf; durch Einlegen in Chromsäure werden sie deutlicher und scharf begrenzt. Nicht isolirte Eierstocksfollikel bilden blos je ein Polfeld, nämlich blos auf der ganz freien, vom Wasser umgebenen Seite, nicht auf der anderen zum Theil durch benachbarte Follikel bedeckten Seite, obgleich die benachbarten Follikel durch eine tiefe, mit dem Menstruum erfüllte Furche getrennt sind. Beim Durchströmen eines solchen umgestülpten Eierstockes tritt demnach die beschattende Wirkung des reactionsfähigen Substrates in ähnlich ausgesprochener Weise hervor, wie sie oben für querstehende Furchen am Pole der Morula des Wasserfrosches und des Triton beschrieben worden ist. An blos mit einem Polfeld versehenen Eierstocksfollikeln breitete sich nach dem Durchströmen beim Liegen in Wasser die Trübung vom Polfelde allmählich während einer halben Stunde über das ganze Ei aus, aber mit vom Pole aus abnehmender Intensität. An grossen, dotterkörnerhaltigen Eiern von 7 mm Durch-

messer vermochte ich nach der Durchströmung keine Polarisation zu sehen oder durch Chromsäure sichtbar zu machen.

Die *Gallenblase* der Eidechse verhält sich im Wesentlichen wie die der übrigen untersuchten Thiere. Die Polfelder werden grün, in verdünnter Schwefelsäure rasch opak gelb; obschon die ausfliessende Galle selber nicht opak gelb wird.

Auch an den *Embryonen* der Eidechse wurden einige bezügliche Beobachtungen gemacht. Es standen blos von drei schwangeren Eidechsen Embryonen zur Verfügung, welche in den beobachteten Stadien noch durchscheinend waren und daher gestatteten, das Verhalten einiger inneren Organe kennen zu lernen.

[**111**] An diesen Eidechsen-Embryonen mit schon stark vorspringendem Mittelhirn (und mit Extremitätenstummeln) reagirte vorzüglich das Gehirn auf den Strom. Durchströmt man mit starkem Strom in cephalocaudaler Richtung, so bildet die vorspringende Blase des Mittelhirns zuerst ein kleines trübes Polfeld an dem der Electrode nächsten Theil, welches in 3 Minuten schon fast die halbe Kugel einnimmt; danach entsteht auch an der gleichfalls direct bestrahlten dorsalen Wandung des Hinterhirns, Zwischenhirns und Vorderhirns eine Trübung. Gleichzeitig wird die ausgedehnte, entgegengesetze basale Seite des ganzen Gehirnes trübe; und zwischen diesen beiden Polfeldern bleibt ein grosser, annähernd parallel contourirter Streifen des Gehirns vollkommen durchscheinend: nur im Bereich der ventralen Wandung der Mittelhirnblase, welche in Folge der kugeligen Gestalt der Blase noch besonders bestrahlt wird, entsteht dem grossen dorsalen Polfelde gegenüber ein besonders abgegrenztes kleineres, etwas weniger trübes aber vollkommen deutliches Polfeld. Die scharf begrenzten polaren Trübungen der Gehirnwandung werden auch nach der Unterbrechung der Durchströmung des Embryo noch eine Zeit lang intensiver; während der schmale Aequator selbst nach längerer Durchströmung noch durchscheinend bleibt. Der gleichfalls unter günstigem Winkel bestrahlte Anfangstheil des Rückenmarkes bekommt nur eine schwache Trübung. Ferner wird der schlingenförmige Herzschlauch an den Polseiten trüb. Das Gleiche gilt von den Pol-

seiten der Kiemenbogen und der Extremitätenstummel; sie werden ebenfalls oberflächlich trüb; doch konnte ich an ihnen keinen deutlichen Aequator wahrnehmen.

Durchströmt man einen Eidechsen-Embryo des gleichen Stadiums in der Richtung vom Stirnhirn zum Nachhirn, so sind die trüben Polfelder in der Hirnwandung entsprechend anders vertheilt, aber ebenfalls scharf begrenzt; am Stirn-, Zwischen- und Mittelhirn ist je ein vorderes Polfeld; am Mittelhirn, durch hellen Aequator getrennt, ein hinteres Polfeld, und daran schliesst sich die trübe Hinterhirndachplatte; letzterer ventral gegenüber liegt der stark trübe, dicke ventrale Theil des Nachhirns. Am Rückenmark sind die Veränderungen wieder]**112**] weniger deutlich; dagegen sind sie wieder vollkommen ausgesprochen an den derzeitigen Polseiten des Herzschlauches. Auch die Gehörbläschen bilden polare, aber unscharf begrenzte Trübungen. Auf einem etwas jüngeren Stadium reagirte das noch sehr dünne Dach des Zwischenhirns und vierten Hirnbläschens nicht erkennbar, so dass bei geeigneter Stromrichtung den betreffenden Abschnitten das zweite Polfeld fehlte, wie es übrigens im Bereiche des Nachhirns vorher schon der Fall war.

Die *Hirnwandung der Embryonen verdickt sich im Bereiche der Polfelder* schon während des Durchströmens und noch nach demselben innerhalb einer Viertelstunde *sehr stark*, stellenweise auf das Vier- bis Sechsfache unter Bildung von gleichfalls trüben, soliden Höckern und Wülsten, die zum Theil regelmässig angeordnet sind, und in den Binnenraum der Hirnblase vorspringen; manchmal ist ihre Bildung schon in einer halben Stunde so stark, dass sie sich von den beiden Polfeldern aus in der Mitte berühren und so den durchscheinenden Aequator unterlagern. Anfangs solide Wülste können später zu Falten der Hirnwandung werden, indem sich der äussere Theil der Wandung mit einstülpt. *Die Falten sind in Richtung des Stromes gelegen.*

Zum Theil ähnliche, aber natürlich nicht polar localisirte Veränderungen der Hirnwandung erhält man ohne Durchströmung, jedoch viel langsamer, wenn man die Hirnblase aufschneidet und die

verwendete wässerige, mit wenig $^1/_2$ %iger Kochsalzlösung versetzte Menstruumflüssigkeit eindringen lässt. Hierdurch wird die Hirnwandung unter Quellung von innen aus trüb.

Das *Herz* der Embryonen reagirt langsamer als das Gehirn und schlägt gewöhnlich noch, wenn schon am Hirn die Polfelder entwickelt sind.

Auch die *Allantois* liess deutlich polare weissliche Trübung erkennen, besonders ausgesprochen auf der Höhe der nach aussen vorspringenden direct bestrahlten Falten, in den Furchen nicht deutlich. Ist die Allantois prall gefüllt, so sind die Polfelder etwas deutlicher umgrenzt, und daher auch ein parallel contourirter Aequator eher zu erkennen; aber nie [**113**] ist der Uebergang vom trüben Polfeld zum durchscheinenden Aequator ein so plötzlicher wie am Gehirn desselben Embryos.

Polarisirende Wirkung des Wechselstromes auf Embryonen des Huhn (Gallus domesticus).

Ferner reagiren sehr gut *Hühnerembryonen* von $2^1/_2$ bis 7 Brüttagen auf den Wechselstrom, während die schon früher geprüfte ebene Keimscheibe keine Polfelder hatte erkennen lassen. Da dieses Material gut durchscheinend ist und fast zu jeder Zeit beschafft werden kann, so wurden an ihm die Beobachtungen etwas weiter ausgedehnt, als dies an den Embryonen der drei Eidechsen möglich war. Die Embryonen wurden in $^1/_2$ %iger Kochsalzlösung von 35°—39° C. durchströmt. Schon nach 3 bis 5 Minuten tritt an jeder Polseite der *Hirnblasen* eine scharf umgrenzte Trübung der Wandung, ein deutliches Polfeld auf, welches wieder je nach der Lage des Embryo zu dem Electroden verschieden situirt ist, wie dies bereits von den Eidechsen-Embryonen geschildert worden ist.

Die durchscheinende Beschaffenheit gestattet, mit schwachen Objectiven, Zeiss A und C, zu beobachten, und lässt erkennen, dass es die *innere Schicht der Hirnblasenwandung* ist, welche *trüb wird*. Bald entstehen im Bereiche der Polfelder, besonders am Mittelhirn, ausgesprochene, wieder *in Stromrichtung gelegene Wülste und Falten der Wandung*, siehe Taf. IX, Fig. 20,

und zwar vorzugsweise nach innen gegen den Binnenraum zu; während der scharf begrenzte Aequator jeder Hirnblase klar durchscheinend und ungefaltet bleibt, und zwar klarer durchscheinend als der bezügliche Theil des bei jedem Versuchsbeginne zum Vergleiche in 37 bis 39° C. warme gleiche Kochsalzlösung eingelegten gleichalterigen Probe-Embryos. Letztere werden allmählich etwas trüb, während die durchströmten Embryonen zunächst durchscheinender werden, als sie waren, soweit sich nicht Polfelder an ihnen bilden. Erst nach einer Viertel- bis halben Stunde breiten sich die Trübungen der durchströmten Embryonen auch über die Aequatortheile aus und werden etwas hyalin; damit wird der durchströmte Embryo nicht durchströmten, in nicht mit Salz versetztem Brunnenwasser liegenden Embryonen ähnlich, welche allgemein trüb, etwas hyalin schimmernd werden, aber ihre ungefalteten Hirn- [**114**] wandungen behalten. Die Hirnwulstungen oder Faltungen der durchströmten Embryonen bilden dann einen leicht sichtbaren Unterschied. An in $^1/_2$ %iger Kochsalzlösung ohne Durchströmung liegenden Embryonen dagegen werden viele verschiedene Schichten trüb, andere bleiben Tage lang durchscheinend, so dass die Differenzirung viel mehr sichtbar wird, als im Leben und als an electrischen Embryonen.

Die polaren Trübungen finden sich wieder auch an der basalen Seite des Gehirns in entsprechender Weise, obgleich hier die Hirnwandung nicht so frei liegt wie dorsalerseits, sondern vom Kieferbogen, vom Mittelblattgewebe und vom Kopfdarm bedeckt ist. An dem dünnen Dach des vierten Ventrikels ist die Trübung nur an den Rändern ganz deutlich.

Die *primäre Augenblase* reagirt wie das Gehirn. Die *secundäre*, schwarz pigmentirte *Augenblase* reagirt sehr träg mit Faltungen und Abschnürungen, besonders an den Polen, und mit Verfärbung und Hellwerden, gleichfalls besonders an den Polseiten, siehe Taf. IX, Fig. 20. Doch entstehen keine scharf abgegrenzten Polfelder und dem entsprechend auch kein solcher Aequator. Die Linse zeigt auch Veränderungen. Die Wandung der *Gehörbläschen* wird gleichfalls trüb, event. gefaltet, aber wieder nur mit undeutlicher polarer Begrenzung der Veränderung.

Auch das *Rückenmark* liess in seinem cephalen Theil polare Trübung, aber wenig deutlich erkennen.

Manchmal glaubte ich auch polare Trübung im freien Theil des äusseren Keimblattes, im äusseren Ueberzug des Körpers zu erkennen; doch war die Abgrenzung keine scharfe, und ist bei der Zartheit dieser Epithelschicht das Urtheil unsicher. Nur ist eine starke, jedoch wie bei den Eidechsen-Embryonen, nicht deutlich polar begrenzte Trübung des Epithels der Extremitätenstummel, sowie der sehr direct von Stromfäden getroffenen Oberflächentheile der *Schlundbögen* zu erwähnen.

An jungen Embryonen von 2—2½ Tagen, an denen mit dem Microscop ohne vorherige Microtomirung der Kopfdarm sichtbar ist, sah ich eine starke, in manchen Fällen deutlich polar localisirte Trübung seines Epithels, also des *Entoblast*. Das Epithel der Rachenmembran und der inneren Seiten der [**115**] Schlundbögen ist auch ohne Durchströmung schon trüb; diese Trübungen aber werden erheblich verstärkt bei geeigneter Lage der Electroden. Auch andere stark durchstrahlte Theile des Entoblast, besonders der vorspringende Umschlagsrand der vorderen Darmwand zum Dottersack, werden bei Durchströmung in geeigneter Richtung auf den Polseiten deutlich trüb.

An dem noch S-förmigen *Herzen* wird gleichfalls auf den Polseiten eine Trübung durch den Wechselstrom hervorgebracht. Weiterhin entstehen an den Seitenplatten des mittleren Keimblattes, sowie an den *Ursegmenten* des Kopfes, Halses und vorderen Rumpfes polare Trübungen. Manchmal bekommt jedes Ursegment je eine, bei Längsdurchströmung proximale und distale, weisslich trübe Grenzscheibe, bei Querdurchströmung ein mediales und ein laterales weisses Feld; andere Male ist die polare Localisation der Trübungen undeutlich.

Ein Mal sah ich nach einer nicht bis zur Polfeldbildung an den Ursegmenten fortgesetzten Durchströmung innerhalb einer Stunde an der ganzen lateralen Seite jedes Rumpfsegmentes ein schmales Stück sich abschnüren und einige davon sogleich mit dem davor und dahinter liegenden Stück zu einem einheitlichen Strang sich verbinden. Erwähnenswerth ist, dass vor der Abschnürung

jeder laterale Rand des Ursegmentes sich wie durch transversale Einschnitte, welche aber wohl durch Umordnung der Epithelzellen bedingt waren, in 4 oder 5 Sprossen sonderte, dass diese sich vom Ursegment abschnürten und dann zu dem Längsstrang sich vereinigten. Es ist die Bildung des Urnierenganges, die ich da direct von der Dorsalseite des Embryo aus beobachtet habe; ob dieselbe durch die electrische Behandlung beschleunigt war, oder ob sie für gewöhnlich so rasch verlauft, müssen erst weitere Beobachtungen darthun.

Im Bereiche der polaren Trübungen der Ursegmente scheint der Zellverband gelöst, denn man sieht mit Zeiss C nur noch viele Zellkerne von 7 μ Grösse; also hat wohl Framboisia interna stattgefunden wie beim äusseren Epithel der Frosch-Embryonen. Aehnliches sieht man auch an den Polfeldern von Stücken des Rückenmarkes und Gehirnes, sowie an der Chorda dorsalis; doch ist Genaueres erst nach der Microtomirung der Objecte festzustellen. Dies gilt auch [**116**] allgemein für die zwischen den epithelialen Gebilden gelegene Bindesubstanz, an welcher ich in frischem Zustande keine Veränderung wahrnehmen konnte. In getrübten Stellen des Entoblast sieht man schon mit Zeiss C viele glänzende Kügelchen von 1,4—3,5 μ Grösse. Diese sind es wohl, welche die Trübung bedingen.

Am Mittelhirnbläschen entsteht auch manchmal eine besondere Niveaulinie, welche dunkler ist als der benachbarte Theil des Polfeldes, dessen Grenze sie darstellt.

Der Aequator beträgt bei der angewandten Stromstärke an der Mittelhirnblase etwa $^1/_8$ der Ausdehnung des Gebildes in Richtung des Stromes; bei den beiden Grosshirnbläschen ist er breiter. Die Aequatoren der Mittelhirnblase, der Zwischenhirnblase und der Grosshirnbläschen sind nicht einander parallel, sondern es ist, wie bei den schief zur Stromrichtung stehenden Gallenblasen der Kaninchen, eine Ablenkung des Aequators von der Niveauflächenrichtung des Menstruums nach der grössten Ausdehnung der bezüglichen Blase wahrnehmbar; dies gilt daher besonders für die Grosshirnbläschen und für das Zwischenhirn, siehe Taf. IX Fig. 20. Es gelten hier über-

haupt die früher von der Localisation der Polfelder an Froscheiern und -Embryonen und an Gallenblasen aufgestellten Regeln von der directen Bestrahlung und vom Stromschatten.

Das das Hirn umgebende, selber nicht erkennbar reagirende *Mittelblatt-Gewebe* beeinflusst nicht die Anordnung der Polfelder an den von ihm eingehüllten Organen; die Hirnblasen verhalten sich, als ob ihre bestrahlten Formen unverhüllt da lägen. So liess auch die Einhüllung in das Amnion keine die Localisation alterirende Wirkung erkennen, von einer geringen Verzögerung der Polfeldbildung abgesehen, welche ich zu bemerken glaubte.

Am *Herzschlauch* des Hühnerembryo bilden die beim Durchströmen sich trübenden Theile den *äussersten Theil der Wandung* und stellen, bei Zeiss C gesehen, eine *gelbliche, dichte, die einzelnen Zellen nicht mehr recht erkennen lassende Schicht* von zum Beispiel 21 μ dar; während man an den nicht polarisirten Stellen der Rinde die einzelnen 7—14 μ grossen Zellen deutlich unterscheiden kann. Die polarisirten trüben [**117**] Stellen scheinen aus dicht gedrängten Zellkernen von 7 μ Grösse zu bestehen. An einem blos durch Liegen in warmer, $^1/_4$%oiger Kochsalzlösung getrübten Herzschlauch war diese Schicht nicht auffindbar.

Alle bisher durchströmten Gebilde, mit Ausnahme der Stücke von Froschembryonen, waren durch gerundete oder auf andere Weise nach aussen vorspringende Flächen begrenzt. Es ist daher die Vermuthung zu prüfen, ob diese Gemeinsamkeit der Formen nicht vielleicht Veranlassung zu der gefundenen Gemeinsamkeit in der Localisation der Veränderungen aus zwei durch einen unveränderten Aequator getrennte Polfelder ist. Da in den Hirnblasen Hohlgebilde mit nicht collabirender Wandung vorhanden sind, war Gelegenheit gegeben, diese Vermuthung zu prüfen.

Ich zerschnitt daher den Kopf von Hühnerembryonen und liess in die offene Höhlung des *Stückes vom Vorder- und Mittelhirn* den Strom direct eintreten. Es zeigte sich, dass jetzt nicht etwa ein trüber Polring am offenen Rande, eine Polkappe am blinden Ende und zwischen beiden ein unveränderter Aequator,

an dem eine halbe Kugelschale darstellenden Gebilde entstanden, sondern das ganze bestrahlte Gebilde wurde trüb. Zugleich sah man jetzt sehr deutlich, dass nur die innere Schicht der Hirnwandung sich trübt und zunächst allein die wieder in Richtung des Stromes gelegenen Wülste bildet. Ist dagegen das direct in seine Höhlung bestrahlte Hohlgebilde relativ lang, sackartig, dann sieht man, dass die Umgebung des Einganges und der Fundus viel trüber werden, als der zwischen ihnen gelegene mittlere Theil. Wird aber ein so gestaltetes Hohlgebilde parallel der Schnittfläche durchströmt, so reagirt es, als wenn es noch geschlossen wäre, also wie früher beschrieben.

Ein zwei Tage bebrütetes *Hühnerei* wurde „*uneröffnet*“ in der Längsrichtung des Embryo durchströmt und danach der, abgesehen vom Gehirntheil, noch flach ausgebreitete Embryo herausgenommen. Er hatte trübe Polfelder an der bestrahlten Seite des vorderen Endes des Gehirnes, dann einen quergestellten trüben Streif im Bereiche des Rückenmarkes hinter dem Nachhirn, entsprechend einer zufällig daselbst vorhandenen Biegung, deren Oberfläche von Stromfäden getroffen werden konnte, [**118**] ferner Trübung des Entoblast an der Umschlagsstelle desselben vom hinteren Ende des Vorderdarmes zum Dottersack. Besonders an den trüben Stellen zeigten auffallend viele Zellen bei hoher Einstellung des Systems Zeiss' Immers. II zwei matte, annähernd den Electroden zugewendete Felder, die durch einen hellen, homogen erscheinenden Aequator getrennt waren; jedoch habe ich in keinem anderen Falle, selbst nicht nach 6 Stunden langer Durchströmung ganzer Hühnereier solche polaren (?) Trübungen am Embryo und solche scheinbar polarisirten Zellen wieder aufgefunden.

Nach Zerreissung des Embryo wurden alle Zellen der Rissfläche, sowohl der Chorda wie des Rückenmarkes, kugelig. An den trüben Stellen fanden sich zahlreiche Körnchen zwischen den Zellen und bildeten wohl die Ursache der Trübung. Auch die noch innerhalb der Chordascheide befindlichen Zellen der Chorda dorsalis dieses Embryos zeigten sich nach dem Durchströmen gerundet,

hatten also Framboisia interna gebildet; zum Theil hatten sie unter Aufnahme von Flüssigkeit zugleich ein bis etwa zum Neunfachen des Normalen gesteigertes Volumen angenommen.

Weitere Aufklärung über die Gestaltungsursache des Polfeldes gewährten die noch ganz oder fast ganz *platten, jüngeren Hühnerembryonen.*

An Stücken von einem blos 40 Stunden lang bebrüteten Embryo wurde deutlich, dass die polaren Trübungen an den gegen die Electroden gewendeten Flächen oder Kanten beginnen, und auch an den direct bestrahlten Theilen von Krümmungen des Medullarrohres, sowie des Ectoblast, auftreten.

Nur 20 Stunden, ja erst wenige Stunden bebrütete Keimscheiben, welche früher bei plattem auf dem Boden liegen nicht reagirten, bildeten nach dem Zusammenfalten an dem gegen die Electrode gewendeten Umbiegungsrande schwache, nach dem Wiederausbreiten noch sichtbare Trübungen, besonders aber vorspringende Buckeln des Ectoblast, ähnlich den am Gehirn der älteren Embryonen beobachteten Wülsten, aber kleiner; und zwar entwickelte von zwei parallel neben einander liegenden Falten jede einzelne zwei durch einen besonderen Aequator getrennte Polfelder entsprechend ihren den Electroden zugewendeten beiden Seiten. Auch in der Area opaca trübte sich [**119**] der Ectoblast etwas, wenn auch nicht so deutlich als auf der Zona pellucida und dem Embryo.

Wirkung des „galvanischen" Stromes auf Hühnerembryonen.

Auf den galvanischen Strom von 12 Bunsen'schen Elementen reagirten die Hühnerembryonen zum Theil noch stärker, als auf den, gewöhnlich verwendeten, Wechselstrom.

An Hühnerembryonen von 5—7 Brüttagen entsteht zuerst wieder, wie beim Froschei, das anodische Polfeld, welches schon nach einer Minute am Mittelhirn stark ausgeprägt, nach vier Minuten schon „gefaltet" ist (s. S. 636). Drei Minuten nach dem Beginne der Durchströmung trat das kathodische Polfeld auf, aber zuerst nur

an den in der Nähe der Kathode liegenden Embryonen. Aehnliches zeigte sich auch an den anodenwärts liegenden Embryonen bezüglich des positiven Polfeldes, jedoch in minderem Maasse. (NB. Die Embryonen lagen in runder Schale.)

Für die Lage der Polfelder gilt das für den Wechselstrom Mitgetheilte. Schon nach fünf Minuten war die Wirkung im anodischen Polfeld so stark, dass einige der Falten der Hirnwandung, welche auch hier wieder in Richtung des Stromes lagen, aufplatzten.

Auch die secundären Augenblasen reagiren wieder stark; die hell gewordenen Polfelder sind hier zum Theil besser vom schwarz gebliebenen Aequator abgegrenzt als beim Wechselstrom, und zeigen zum Theil auch Faltung in Richtung des Stromes.

Ganz evident ist beim Gleichstrom die Wirkung auf den äusseren Körperüberzug; der Ectoblast wird geradezu weiss, wo er direct bestrahlt wird. Besonders stark ist diese Veränderung wieder an den Extremitäten, deren Polfelder zwar auch hier nicht deutlich abgegrenzt waren, aber doch einen Aequator von geringerer Veränderung zwischen sich zu haben schienen. Auch das bestrahlte Epithel der Kiemenbogen wird besonders stark weiss, und die Allantois ist deutlich polarisirt. Die den Boden des Gefässes berührenden, oder ihm sehr nahen Seiten der Embryonen bleiben durchscheinend; blos die aufwärts gebogenen, gegen die Electroden gewendeten Ränder an den Unterseiten bieten noch die Veränderung dar, so dass zum Beispiel ein am Boden liegendes Auge entsprechend [**120**] der zugewendeten Electrode nur ein anodisches, kein kathodisches Polfeld hat.

Bei diesen Versuchen fiel wieder, siehe S. 605, auf, dass die Wirkung mit dem Abstand von der Electrode stark abnahm, indem das anodische Polfeld an den von der Anode entfernteren Embryonen später auftrat und schwächer verändert, respective kleiner war, als an den der Anode näheren Embryonen; dasselbe galt in noch stärkerem Maasse für das kathodische Polfeld.

Dieses Verhalten erinnert an eine Beobachtung von Verworn an einem langen, in Stromrichtung liegenden, mit vielfachen knolligen Verdickungen, versehenen Faden der Lohblüthe, der gleichfalls mit

dem Gleichstrom behandelt worden war. Seine Figur 7 auf Tafel IV zeigt, dass an diesem Faden die anodische Veränderung auf den Anodenseiten aller Knollen nicht blos bis zur Mitte des Fadens, sondern fast in ganzer Länge auf $^9/_{10}$ desselben vorhanden war, dass aber diese Veränderung an Intensität, sowie an Ausdehnung an den einzelnen Knollen von dem Anodenende des Fadens stetig abnahm, und dass an den der Anode nächsten Knollen die anodische Veränderung auch auf der der Anode abgewendeten Seite, an den entfernteren Knollen blos auf der direct der Anode zugewendeten Seite sich findet. VERWORN[1]) sagt darüber; S. 276: „Diese Intensitätsabnahme der Verfärbung von dem positiven Pol aus nach dem negativen hinüber scheint darauf hinzuweisen, dass die Wirkung des Stromes an den anodischen Stellen um so schwächer ist, je weiter diese von der positiven Electrode entfernt liegen, so dass es also an entfernteren Stellen einer längeren Stromdauer bedarf, bis der körnige Zerfall einen macroscopisch bemerkbaren Umfang angenommen hat."

Die mögliche Ursache dieses Verhaltens angehend, so liegt in der langen continuirlichen Ausdehnung in Stromrichtung seitens eines wohl besser als das umgebende Menstruum leitenden Gebildes ein Moment, welches diese Erscheinung der Abnahme der Wirkung mit dem Abstand von der bezüglichen Electrode durch Aspiration und Vorwegnahme der Stromfäden durch die [**121**] der Electrode näheren Stellen des Gebildes auf eine sehr einfache Weise erklären lässt. Versuche über die wahre Bedeutung dieses Vorkommnisses, die gezeigt haben würden, was es für ein Bewandtniss mit ihm hat, sind von VERWORN, dessen Untersuchung einen anderen Zweck verfolgte, nicht angestellt worden.

Da man Hühnerembryonen fast das ganze Jahr haben kann, verschob ich weitere Versuche über dieses Verhalten und nahm sie erst wieder auf, als leider am hiesigen Orte die befruchteten Eier schon zu Ende gingen.

Es waren bisher runde Glasschalen verwendet worden, so dass

1) M. VERWORN, PFLÜGER's Arch., Bd. 46, 1889.

das Strombett sich gegen die Mitte stark verbreiterte, also die Stromdichtigkeit abnahm. Dies zu eliminiren, nahm ich bei Wiederaufnahme der Versuche eine oblonge Schale in Gebrauch, welche nur wenig breiter war als die Platinelectroden. In dieser Schale wurden zwei Hühnerembryonen von acht Tagen Brütedauer durchströmt, von denen jedoch der eine Embryo nicht grösser und weiter entwickelt war, als ein normaler Embryo von fünf Tagen, obwohl er noch lebte, wie das schlagende Herz bekundete. Der grössere dieser Embryonen lag nahe der Anode, an die Seitenwand des Glases gelehnt, mit dem Hinterende gegen die Anode gewendet; und dicht neben seinem Kopf wurde der kleine Embryo gegen dieselbe Glaswand gelehnt, auch mit dem Steiss gegen die Anode gerichtet. Bei der Durchströmung wurden zunächst die in der Nähe der Anode liegenden Theile des grossen Embryo trüb, weiss, und zwar die linke Hinter- und Vorderextremität in toto auf beiden Seiten ohne Aequator; auch sah man eine Zeit lang die trüb gewordenen *Knorpelstrahlen* der Zehen und die trüb gewordene Knorpelsubstanz des Tarsus durchscheinen; ferner wurde der Steiss in toto trüb; vom Rumpf blos die Anodenseite, desgleichen vom Kopf. Die Kathodenseite des Kopfes und Rumpfes, und der in Richtung des Stromes liegende Hals blieben durchscheinend. Der kleine Embryo blieb im Ganzen hell und erhielt blos am Dach des Mittelhirns, welches der Kathode am nächsten stand, in Richtung des Stromes verlaufende Wülste, wobei dieser Theil nur wenig trüb wurde und sich dadurch augenfällig von den weissen oder weisslichen Polfeldern des anderen Embryo unterschied. Der [**122**] kleine Embryo selbst aber bekam keine deutlichen anodischen Polfelder. Die gegen die Boden- und Seitenfläche gelehnten und die angrenzenden Theile beider Embryonen blieben gleichfalls hell.

Wir haben also in der Nähe der Anode an den Extremitäten anodische Polfelder von starker Intensität der Veränderung, welche letztere sogar beide Seiten erfasste und keinen Aequator erkennen liess; mit der Entfernung von der Electrode nahm die Wirkung rasch ab und beschränkte sich blos auf die der

Electrode zugewendeten Flächen. Ein kathodisches Polfeld war nur an dem der Kathode nahen kleinen Embryo und blos am nächsten Theile sichtbar; allerdings ist zu berücksichtigen, dass die kathodische Veränderung überhaupt weniger sichtbar ist. Zugleich war noch die Wirkung des Schattens hier sehr deutlich, indem gegen die Glaswand gewendete Flächen der Embryonen unverändert geblieben waren. Da die beiden Embryonen und ihre Theile in Stromrichtung hintereinander lagen, konnte man denken, die Abnahme der Wirkung mit dem Abstande von den Electroden beruhe auf Beschattung der distalen Theile. Um diese Vermuthung zu prüfen, respective zu beseitigen, wollte ich drei kleine Embryonen derart seitlich gegeneinander verschoben in die Strombahn zwischen die Electroden vertheilen, dass sie sich nicht beschatten konnten. Die noch bebrüteten Eier waren jedoch nicht befruchtet, und waren zur Zeit (im November) befruchtete Eier hierorts auch nicht mehr zu erlangen, so dass damit diese Versuche ein Ende nehmen mussten.

Zum Schlusse prüfte ich daher noch den kleinen Embryo, der bei seiner Lage in Richtung des positiven Stromes hinter dem grossen Embryo trotz so langer, fast eine halbe Stunde dauernder Durchströmung kein anodisches Polfeld gebildet hatte, indem ich ihn in der früheren Richtung neben die Anode legte; alsbald wurde er ganz weiss auf der Anodenseite, und an der Gehirnbasis entstanden wieder die typischen parallelen Wülste in Richtung des Stromes. Dasselbe mit dem ganz gleich behandelten Kopf des grossen Embryo gethan, ergab jetzt ein ganz anderes Resultat; obgleich er, neben der Anode liegend, in derselben Richtung wie früher durchströmt wurde, verlor er seine anodischen Trübungen, statt sie zu verstärken.

[**123**] Das interessante Verhalten der anscheinend ringsum in gleicher Weise anodisch veränderten Extremitäten konnte nun gleichfalls nicht weiter untersucht werden.

Polarisirende Wirkung des Wechselstromes auf Säugethiere.

An Säugethieren wurden bis jetzt nur wenige Versuche gemacht. Ich verfolgte blos den Zweck zu controlliren, ob die bei

allen anderen Wirbelthierclassen beobachtete Reactionsfähigkeit der „embryonalen" Organe hier auch vorhanden sei. Nur an den Gallenblasen wurden wegen ihrer besonderen formalen Qualification einige neue Experimente angestellt.

Was die *Eier* angeht, so verwendete ich zunächst die Eier der *weissen Maus*. Diese Eier bieten oft schon ohne Durchströmung ein polarisirtes Aussehen dar, ähnlich demjenigen einiger Zellen der Tritongastrula (s. S. 622), indem Dotterkörner an zwei einander gegenüber stehenden Seiten gelagert sich finden und ein helles, bei zufällig passender Richtung desselben leicht für den electrischen Aequator aufzufassendes Mittelfeld frei lassen. Es ist mir jedoch mit dem Wechselstrom weder an den isolirten „unreifen Eiern" noch an den ganzen Eierstocksfollikeln der Maus gelungen, Polfeldbildung zu veranlassen; und das Gleiche gilt von den Eiern des Kaninchens und des Schweines, obgleich die Eier der beiden ersteren unmittelbar nach der Tödtung dem Thiere entnommen wurden.

Dagegen bildeten „*Embryonen*" der weissen Maus von einem Stadium der ausgeprägten Nackenkrümmung und Andeutung der Zehenstrahlen in den Extremitätenstummeln wieder, ebenso wie die Hühnchen- und Eidechsenembryonen annähernd gleicher Entwickelungsstufe, im Wechselstrom die Polfelder an den Hirnblasen und am Rückenmark. Auch wird die Oberfläche der Extremitäten wieder besonders weisslich trüb. Somit ist wenigstens auch an Embryonen von Säugethieren diese Reactionsfähigkeit nachgewiesen.

Die *Gallenblasen* neugeborener oder wenige Tage alter Kaninchen verhalten sich im Wesentlichen gleich denen des Frosches; sie sind aber nicht, gleich diesen, rund, sondern länglich, zwei- bis dreimal so lang als breit. Bei schwachem Strom sieht man deutlich, dass die Polfeldbildung in Form [**124**] grüner Flecken an den Polen beginnt, sich von da allmählich ausbreitet, während die erstgebildeten Flecken grösser werden und confluiren. Nach zum Beispiel 5 Minuten langer Durchströmung hatte der Aequator blos noch eine Ausdehnung von einem Drittel der

durchströmten Längsrichtung, und nach weiteren 8 Minuten war diese Grösse nur auf ein Viertel der Länge verkleinert.

Wird eine Gallenblase der Länge nach in so wenig Wasser durchströmt, dass die obere Fläche nicht vom Wasser bedeckt ist, so entstehen die Polfelder blos an dem im Wasser liegenden Theil und sind derart gestaltet, dass der Aequator nicht parallel wie bei vollkommener Umschliessung der Blase, contourirt ist, sondern sich von unten her allmählich zu der unveränderten, nicht eintauchenden, blos benetzten oberen Fläche der Blase verbreitert. Dieses Verhalten beweist erstens wiederum, dass nur im Bereich des Ein- und Austrittes von Stromfäden die Veränderung vor sich geht und zugleich, dass bei vollkommener Eintauchung auch von einem höheren Niveau aus Stromfäden gegen die Seitenwand der Gallenblasen convergiren und eintreten.

Um zu prüfen, ob die beobachtete Erhöhung der Diosmose im Bereich der Polfelder auch für andere Flüssigkeiten als Galle zur Wirkung gelange, wurden die Gallenblasen von zwei fast erwachsenen Kaninchen durch Unterbindung in je zwei Abschnitte zerlegt und dem einen Theil zu seiner Galle noch wässerige neutrale Carminlösung eingespritzt. Nach fünf Minuten dauernder Durchströmung bekam dieser Abschnitt rothe Flecken im Bereiche seiner Polseiten, obgleich die Blasenwandung sehr sehnig war. Die grünen Flecke der anderen Abtheilung ergänzten sich nach Einlegen in leicht mit Schwefelsäure angesäuertes Wasser sofort zu continuirlichen, scharf gegen den Aequator abgesetzten Polfeldern, während an dem Carmin haltigen, sehnigeren Abschnitte die rothe Fleckung nur wenig deutlicher ward, aber nicht zu continuirlichen Polfeldern confluirte.

Um zu studiren, wie sich ceteris paribus die Breite des Aequators bei ungleicher absoluter Grösse der durchströmten Gebilde verhält, unterband ich wieder *Gallenblasen* [**125**] vier Wochen und darüber alter *Kaninchen* im Verlaufe ihrer Länge. Zugleich beabsichtigte ich, die Wirkung des Schattens, den diese nahen Abschnitte vielleicht auf einander werfen, kennen zu lernen.

Bei Längsdurchströmung einer solchen, an ihrem stumpfen Ende zur Kugel abgeschnürten Gallenblase mit schwachem Strom entstand zuerst am freien, spitzen Ende der Blase, dann am freien Theile der Kugel je ein Polfeld, nicht aber an den neben der Einschnürung liegenden gewölbten, einander zugewendeten Flächen; selbst bei 13 Minuten währender Durchströmung nicht. Erst nach Ansäuerung des Wassers mit Schwefelsäure und erneuter Durchströmung entstanden an diesen Flächen auch Polfelder. Der längere, 9 mm lange, zugleich dünnere, also wohl auch dünnwandigere Abschnitt hatte in dieser langen Zeit einen Aequator von 7 mm, die Kugel mit 5 mm Durchmesser einen Aequator von 1,5 mm Durchmesser behalten; woraus deutlich hervortritt, dass das in Richtung des Stromes grössere Gebilde procentisch erheblich kleinere Polfelder gebildet hatte als das kleinere. Dieser Versuch wäre sehr beweisend, weil das längere Stück zugleich dünner und dünnwandiger war, also demnach eher einen procentisch kleineren Aequator hätte erhalten sollen, wenn es nicht zugleich mehr cylindrisch, das andere dagegen kugelförmig gewesen wäre, so dass also die cetera paria in Bezug auf die Gestalt nicht vorhanden waren.

An einer Gallenblase mit dickem Fundus und erheblich dünnerem Ausführungstheil wurde letzterer Theil abgeschnürt und die Gallenblase quer zum Strom gestellt, so dass jetzt beide Abschnitte ihre Rotationsflächen den Stromfäden darboten; da war zu sehen, dass an dem dünneren Abschnitt die Polfelder schon entwickelt waren, als an dem Pol des dickeren erst die ersten Flecken auftraten. Nach 10 Minuten war der Aequator des 2,7 mm dicken Theils blos 1,4 mm breit, während er am 4,5 mm dicken Abschnitt noch 3,2 mm maass. Dieses Verhalten würde also den an ungleich grossen, unreifen Froscheiern gemachten Beobachtungen vollkommen widersprechen, wenn nicht anzunehmen wäre, dass der dickere Abschnitt der Gallenblase eine seinem grösseren Umfange entsprechende, grössere [**126**] Wandungsdicke hätte. Die cetera paria sind leider nicht vollkommen herzustellen.

Nach der anderen Seite aber haben wir in diesen und mehreren entsprechenden Versuchen ein vollkommenes Resultat in einer viel

wichtigeren Frage erhalten: an all den in Unterabtheilungen geschnürten Gallenblasen bildet jede Unterabtheilung bei genügend starkem Strom ihre eigenen Polfelder und ihren eigenen Aequator, und zwar dies nicht blos, wenn die Gebilde im Strom neben einander liegen, wobei es selbstverständlich ist, sondern auch, wenn sie in Richtung des Stromes hintereinander sich befinden; nur treten die beiden einander zugewendeten Polfelder erst später auf. Obgleich jede so behandelte Gallenblase ein aus einheitlicher Substanz bestehendes Continuum darstellt, bildet sie also doch vier Polfelder mit zwei Aequatoren; jedenfalls weil sie eine tiefe Ringfurche hat, in welche der Electrolyt eingreift und von Stromfäden durchsetzt wird. Bei sehr lang dauernder Durchströmung gehen die beiden mittleren Polfelder am Grunde der Furche in einander über. Dann gleicht also die Reaction wesentlich der von Froschembryonen mit einer Einschnürung in der Mitte des Leibes, welche bei Durchströmung auch zwei Aequatoren und ein drittes, sie trennendes Polfeld entwickelten.

Stromschatten.

In der Tiefe der Furchen zwischen diesen Abschnitten entsteht aber die Verfärbung erst spät, auch an den nicht vom Faden bedeckten Theilen. Diese Stellen befinden sich also in einem Stromschatten. An Gallenblasen, welche in keilförmige Abschnitte geschnürt waren, erhielt auch der Aequator des keilförmigen Abschnittes bei Querdurchströmung keilförmige Gestalt.

Da ich über den Stromschatten etwas mehr zu erfahren wünschte, machte ich einige bezügliche Experimente.

Um zu sehen, ob auch an Stellen, wo der Strom nicht vom Electrolyten aus in den „Intraelectrolyten" eintritt, sondern beim blossen Durchtritt durch den letzteren eine genügend starke Wirkung entsteht, wurden zwei Kaninchengallenblasen durch zwei Ligaturen mit ihren Langseiten fest gegen einander gepresst und quer durchströmt. Nach acht Minuten langer Durchströmung war in einem Falle an den sich berührenden Endabschnitten die Berührungsstelle weniger gelblich als die [**127**] freie Um-

gebung, welche ein deutliches Polfeld gebildet hatte. An dem am innigsten zusammengepressten mittleren Abschnitte waren die ausgedehnten Berührungsflächen noch weniger gefärbt und oben von einem nur sehr schmalen freien Polfeld saumartig begrenzt. Die Schattenwirkung war also deutlich. Es war jedoch kein absoluter Schatten, und bei längerer Durchströmung wurden diese Berührungsflächen vollkommen polfarben.

An Gallenblasen, welche noch mit der Leber verwachsen waren, entstanden Polfelder auch an dieser Verwachsungsstelle.

Wurde dagegen, um eine nur geringe Schattenwirkung erkennen zu können, die Gallenblase einer Eidechse, in ihrer Leber liegend blos 45 Secunden durchströmt, so bot sie an dem freien Theil Polfelder dar, die einen parallel contourirten Aequator einschlossen, während im Bereiche der mit der Leber verwachsenen Oberfläche die Blasenwandung noch die frühere blaue Oberfläche gleich dem Aequator besass. Eine beschattende Wirkung der Leber war also vollkommen deutlich. Trotz dieser quantitativen Wirkung vermag jedoch die Leber die Lage des Aequators an der Blase nicht wesentlich zu alteriren. Wenn man nämlich die Leber blos auf einer Seite der Blase wegnimmt und die andere angewachsene Hälfte der Leber gegen eine Electrode wendet, so liegt nach genügender Durchströmung der Aequator der Gallenblase gleichwohl in der Mitte derselben wie bei einer freiliegenden Gallenblase.

Die vorliegende Lebersubstanz wirkt also nicht als Polfeld wie die Vorhöfe des Fisch- und Froschherzens bei gleicher Lage, indem sie den Aequator auf dem Ventrikelabschnitt gegen sich hin zu verschieben vermochten. Daraus könnte man vielleicht ableiten wollen, dass die Leber durch den Strom wirklich nicht polarisirt werde, und dass nicht etwa ihr polares Verhalten blos nicht sichtbar sei; dies wäre aber eine nicht zulässige Schlussfolgerung.

Bei den vorstehenden Versuchen über den Stromschatten lagen die Gebilde, die sich beschatten sollten, immer blos neben einander. Wurden weiterhin, behufs vollkommener Umschliessung, Tritoneier auf den lebenden Leberlappen eines Kaninchens gelegt, und mit

einem andern grossen Leberlappen gut zugedeckt und 15 Secunden mit schwachem Strom [**128**] behandelt, so bildeten sie nur ganz schwache Polfelder, etwa wie an den freien Probeeiern nach blos zwei Secunden langer Durchströmung.

Wurden unbefruchtete Froscheier in die lebende Harnblase des Frosches gethan, also von einer nicht reagirenden Haut vollkommen umschlossen, so bildeten sie bei 9 Minuten langem Durchströmen die Polfelder wie ein freies Ei; wohl weil die Durchströmung für die empfindlichen Froscheier trotz des äusseren Hindernisses viel zu lange gedauert hatte. Dagegen entstanden an der Gallenblase eines jungen Kaninchens, welche in ein Stück Harnblase desselben Thieres, eng umschlossen, eingebunden war, bei 7 Minuten dauerndem Durchströmen nur sehr kleine Polfelder derart, dass der Aequator 3,5 mm Breite von 5 mm Organlänge in Stromrichtung besass, während an einer anscheinend gleichen, freiliegenden, ebenso lange durchströmten Gallenblase diese Breite blos 40% der Länge betrug. Die lebende Harnblase schwächte also die Stromwirkung erheblich.

Schliesslich wurden r e a c t i o n s f ä h i g e G e b i l d e i n e i n a n d e r e s, g l e i c h f a l l s r e a g i r e n d e s S u b s t r a t v o l l k o m m e n e i n g e s c h l o s s e n, indem Tritoneier in die schon ziemlich dickwandige Gallenblase eines vierwöchentlichen Kaninchens derart gethan wurden, dass sie eng von ihr umschlossen waren. Nach nur 5 Secunden dauernder Durchströmung mit geschwächtem Strom hatten sie gleichwohl schon in gewohnter Weise reagirt. Die Stromfäden vermögen also auch nach dem Durchgang durch ein auf sie specifisch reagirendes Substrat sogleich ein weiteres reagirendes Substrat zu alteriren; a l s o w o d i e S t r o m f ä d e n a u f e i n r e a g i r e n d e s S u b s t r a t u n t e r g e e i g n e t e n N e b e n u m s t ä n d e n t r e f f e n, d a w i r d e s a l t e r i r t, auch wenn dieselben Stromfäden vorher schon gleiche Arbeit geleistet haben.

Dieses Verhalten des Wechselstromes ist jedem Physiker selbstverständlich, und ein besonderer Nachweis erscheint daher überflüssig. Mich veranlasste indess zu dieser Prüfung das beim G l e i c h s t r o m beobachtete scheinbar abweichende Verhalten, indem e i n d e r E l e c t r o d e n ä h e r e r g r o s s e r H ü h n e r e m b r y o fast v o l l k o m m e n d i e V e r ä n d e r u n g d e s i n S t r o m r i c h t u n g h i n t e r i h m l i e g e n-

den kleineren verhinderte, ja indem trotz gleich- [**129**] bleibenden Querschnittes der electrolytischen Bahn die polarisirende Wirkung mit dem Abstand von der bezüglichen Electrode abnahm (S. 645). Da wir gesehen haben, dass solche Wirkungsweise dem Wechselstrom nicht zukommt, werden wir darauf hingewiesen, dass sie kein allgemeines sondern nur ein mit der specifischen Wirkungsart des Gleichstromes in Zusammenhang stehendes Verhalten ist.

Nicht morphologisch polarisirbare Organe.

Wenn man an so vielen lebenden Objecten, wie vorstehend berichtet, Monate lang, täglich mit immer wesentlich demselben Erfolg polarer Trübungen oder gröberer, polar localisirter formaler Veränderungen experimentirt, so bildet sich unwillkürlich die Vorstellung, diese Reactionsfähigkeit sei eine allgemeine Eigenschaft der lebenden Organe. Um so mehr fällt es daher auf, wenn plötzlich bei einem Objecte keine Reaction eintritt; und man ist zunächst versucht, dies auf eine ungenügende Versuchsanordnung zurückzuführen. Diese Vermuthung hat sich auch für manche Fälle als zutreffend erwiesen, indem sich bei entsprechender Aenderung der Anordnung schliesslich noch die Reaction zeigte. So ist es mir schwer geworden, den noch platten Embryo und die secundäre Augenblase des Hühnchens zum Reagiren zu bringen.

Nicht gelungen ist es mir jedoch, mit dem Wechselstrom polare morphologische Veränderungen von keimplasmahaltigen Gebilden hervorzubringen an den *Hodencanälchen*, an deren isolirten Epithelien und ebenso nicht an den *Spermatozoen* des erwachsenen Kaninchens, des Täuberichs und Frosches; nicht an *Eierstockseiern* einer erwachsenen *Henne*, weder an Eiern von 7 mm bis herab zu 0,3—0,2 mm Durchmesser, desgleichen nicht an Eierstockseiern von 0,2—0,3 mm Durchmesser einer Taube, sowie an *Eierstockseiern* der weissen *Maus*, des erwachsenen *Kaninchens*, desgleichen an Eierstockseiern erst einige Wochen alter Kaninchen und an *Eierstockseiern* des Fisches *Telestes Agassizii.* Von allen diesen Objecten wurden isolirte und noch im Eierstock befindliche Eier durchströmt.

Es wurde in diesen Fällen auch die stärkst mögliche Anordnung: $^1/_2$ %oige Kochsalzlösung als Electrolyt, nahe [**130**] Electroden, steter Wechsel der Flüssigkeit, sobald sie 40° C. warm geworden war, angewendet; auch stundenlang fortgesetzte Durchströmung in schwächerer, bei grösserem Electrodenabstand sich nicht über 40° C. erwärmender Lösung wurde in Anwendung gebracht.

Von anderen Thierclassen reagirten nicht mit sichtbaren polar localisirten Veränderungen eine Daphne und ihre durch Druck aus ihr befreiten Embryonen, ebenso eine Clepsine, Paramaecien, Ascaris nigrovenosa; doch wurde hier die Versuchsanordnung nicht genügend variirt.

Von *erwachsenen* oder noch *jungen Wirbelthieren* prüfte ich nach dem allgemeinen Erfolg mit den Gallenblasen aller Wirbelthierclassen zunächst andere blasenförmige, eine diffusionsfähige Flüssigkeit einschliessende Organe in abgebundenen Stücken von nicht über 9 mm Durchmesser besitzender Grösse: so die *Harnblasen*, *Schallblasen* und *Lungen des Frosches*, die innere Schicht der *Schwimmblase des Telestes*, die *Harnblase des Kaninchens*. Die Tunica muscularis (resp. fibrosa der Schwimmblase) wurde abpräparirt und die Blase mit Harn, Wasser, gefärbtem Wasser oder Galle gefüllt, alles jedoch *ohne Erfolg*. Auch nachträgliches Einlegen in stark verdünnte Chromsäurelösung, welche die Polfelder an wenig reagirenden Embryonen manchmal erst deutlich sichtbar gemacht hatte, so wie in verdünnte Schwefelsäure, die sich bei Gallenblasen so bewährt hatte, blieb ohne Erfolg; es waren an diesen neuen Objecten keine, durch eine Besonderheit gekennzeichneten Polfelder sichtbar zu machen.

Gleich negative Erfolge ergab die Anwendung des Wechselstromes bei *allen anderen Organen halb oder ganz erwachsener Wirbelthiere*, als: Leber, Milz, Lungen, Flimmerschleimhaut der Mundhöhle, Schleimhaut der Trachea, hyalinem Knorpel, Gehirn und Rückenmark des Frosches; desgleichen an Leber, Milz, Gehirn, Rückenmark, Flimmerschleimhaut der Trachea des Kaninchens. Das Vas deferens und Stücke der Adductoren des Oberschenkels dieser Thiere contrahirten sich bei Längs- und Querdurchströmung sogleich

in toto, jedenfalls weil der Strom zu stark war, da ja Engelmann und Biedermann hier mit schwachen Strömen die polare Erregung nachgewiesen haben. Ich verwandte absichtlich den starken Strom, da es nicht meine Absicht war, hier polar [**131**] localisirte functionelle Leistungen, sondern morphologische Veränderungen, etwa Trübung hervorzurufen.

Dasselbe Ergebniss zeigte sich an den Organen der Taube; nur bildeten Theile des *Drüsenmagens* nach der Durchströmung mehr Secret an den gegen die Electroden gewendeten Kanten und Ecken als im Bereich der Fläche des der Länge nach durchströmten platten Stückes. (Weiteres siehe Nr. 25, S. 216.)

Aus diesen Versuchen ergiebt sich, dass *an den Organen* der genannten *ganz oder halberwachsenen Thiere die „embryonale“ Fähigkeit zu den beschriebenen polaren „morphologischen“ Reactionen auf den „Wechselstrom“, wenn sie überhaupt noch vorhandeu ist, jedenfalls sehr viel geringer ist als in früher embryonaler Periode;* es wäre daher für die verschiedenen Wirbelthierclassen diejenige Entwickelungsperiode festzustellen, in welcher dieses Vermögen zuerst sich stark vermindert oder aufhört zu existiren. Beim Frosch war schon an vier Wochen alten Kaulquappen kaum noch ein deutlich polar begrenzter Abfall des Epithels, und zwar nur in zusammenhängenden Fetzen statt wie früher in einzelnen Zellen im Bereiche der Polseiten wahrzunehmen, ein sicherer Beweis der verminderten Reactionsfähigkeit der betreffenden Zellen[1]).

Ich erkenne wohl, dass die obenstehend mitgetheilten Ergebnisse noch viele Lücken darbieten, und dass daher auch nach der Microtomirung der aufgehobenen polarisirten Objecte unsere Kennt-

1) Bei Anwendung des kräftigen „Gleichstromes“ von 20 Bunsen-Elementen lassen auch Organe des „erwachsenen“ Frosches, wie Leber und Niere, sichtbare polare Veränderungen: Trübung auf der anodischen, anfängliche Trübung, dann Aufhellung und Quellung auf der kathodischen Seite erkennen. An der Leber sind beide Polabschnitte eine Zeit lang durch einen deutlich begrenzten, nicht sichtbar veränderten Aequatorabschnitt von einander getrennt. Die Milz und Stücke der Haut zeigen wenigstens deutlich die bekannte aufhellende kataphorische Wirkung auf der kathodischen Seite.

nisse nicht ausreichen werden, alle beobachteten Erscheinungen unter sich und mit bekannten allgemeinen Principien in Zusammenhang zu bringen.

Die erwähnten, durch den electrischen Strom veranlassten, polar localisirten sichtbaren sive morphologischen Veränderungen sind jedoch grösstentheils deletärer Natur und stehen daher den normalen [**132**] gestaltenden Vorgängen, deren Ermittelung mein Ziel ist, in ihrem Wesen so fern, dass ich nicht beabsichtige, die bezüglichen Versuche fortzusetzen; sondern ich werde eher den im Laufe der Versuche erhaltenen Fingerzeigen, dass *der electrische Strom auch die normalen „Gestaltungsvorgänge" zu beeinflussen vermag*, folgen. Bis jetzt haben wir unter den polaren Veränderungen in dieser Richtung z. B. Wanderung des Rindenpigments, die Abschnürung des Protoplasmas durch Furchenbildung, structurelle Veränderungen des Kernes (S. 631) beobachtet (weiteres s. Nr. 25, S. 211); und es müssten sich erst bei der Microtomirung Hinweise ergeben, dass diese Furchenbildung in ihrem Vorgange Aehnlichkeiten mit derjenigen bei der normalen Eitheilung besässe (s. S. 610), um mich zu veranlassen, ihr ein erneutes Studium und neue Versuche zu widmen.

Wir haben gesehen, dass „Eiern" und den epithelialen Theilen junger „Embryonen" der „Wirbelthiere" eine Reactionsfähigkeit auf den Wechselstrom eigen ist, welche an den Geweben des „erwachsenen" Thieres nicht mehr sich vorfindet (von der Gallenblase abgesehen, welche zwar stark, aber vielleicht in qualitativ etwas anderer Weise reagirt). Zum Theil dieselbe resp. ähnliche Reactionsweise auf den electrischen Strom bieten jedoch die „Protisten" und „Coelenteraten" während des ganzen Lebens dar; eine phylogenetisch gewiss interessante Thatsache.

Nachtrag: Morphologische polarisirende Wirkung der Schläge der Leydener Flasche auf Embryonen.

[Aus einem Autoreferat in den Berichten des naturwissenschaftlich-medicinischen Vereins zu Innsbruck, Bd. XX., 1892 Sep.-

Abdr. S. 56 sei noch eine dort mitgetheilte weitere Beobachtung hier angefügt:

„Weitere Versuche an Hühnerembryonen und Froscheiern haben ergeben, dass auch die durch Einschaltung zweier grosser Leydener Flaschen verstärkten Schläge der mit einer Gläser'schen Influenzmaschine erzeugten hochgespannten Electricität bei geeigneter Versuchsanordnung entsprechende Wirkungen an der Eintrittsstelle hervorzubringen vermögen, wie sie oben von dem copialen, aber niedrig gespannten galvanischen Strom mitgetheilt worden sind."

Die Anordnung war aber dabei keine „intraelectrolytäre", da dieser hochgespannte Strom zu sehr an den Oberflächen der Leiter seinen Verlauf nimmt; sondern die Embryonen wurden frei auf eine Glasplatte aufgesetzt und die Drahtenden fest an die Embryonen gehalten. Die polare Localisation des Angriffes war damit schon ganz gegeben. Wir können also dem Versuch blos entnehmen, dass die lebende embryonale Substanz auch auf diese Form der Electricität mit Trübungen resp. Verfärbungen an der Eintrittsstelle reagirt.

Zugleich ist noch an die Versuche A. Rollett's über die Wirkung der Schläge der Leydener Flasche auf das Blut zu erinnern.

Rollett hat gefunden (Sitzungsber. d. kaiserl. Acad. zu Wien 1863 Bd. 47 und 1864 Bd. 50, Abthg. II), dass defibrinirtes Blut durch Entladungsschläge einer Leydener Flasche (aber nicht durch den galvanischen Strom) aufgehellt wird, und dass bei erst theilweiser Aufhellung die jeweilige Grenzfläche des Aufgehellten gegen den noch nicht veränderten Theil die Stromvertheilung in der Flüssigkeit anzeigt. Beim Blute des Frosches erfahren zugleich die einzelnen Blutkörperchen gestaltliche Veränderungen, welche in manchen Fällen blos partielle sind und an den beiden spitzen Enden der elliptischen Gebilde beginnen.

Obschon Verf. nicht angiebt, dass diese Veränderungen gegen die Electroden gewendet, also polar localisirt gewesen seien, so ist gleichwohl an die Möglichkeit zu denken, dass den unseren in der Localisation entsprechende Erscheinungen vorliegen, da wir gesehen haben, dass bei länglichen Gebilden (Gallenblasen) die Veränderung

an den spitzen Enden beginnt, selbst wenn die Längsrichtung erheblich von der Stromrichtung abweicht. Sofern die Substanz des Froschblutkörperchens, da sie nach ROLLETT gleichfalls auf den Strom reagirt, nicht am stumpfen und am spitzen Theile desselben geradezu ein von dem des andern Theiles verschiedenes Verhalten gegen die electrische Einwirkung besitzt, was aber nicht wahrscheinlich ist, so ist die Anwendung unserer Deutung der Localisation dieser Veränderungen auf die Blutkörperchen wohl berechtigt.

B. Polare Localisation der Wirkung des electrischen Stromes an „nicht“ lebenden „Intraelectrolyten“ [1]).

IV. Abschnitt.

Die im Vorstehenden mitgetheilten Thatsachen schliessen manche speciellen und allgemeineren Probleme ein.

Da ich jedoch kein Physiolog bin, so muss ich mich darauf beschränken, blos für das Specifische der Beobachtungen, für die speciellen „Gestaltungen“ der wahrgenommenen polaren Veränderungen die Erklärung, also die ursächliche Ableitung zu versuchen. Es bleibt den Fachmännern vorbehalten, die allgemeineren Probleme, wie das der primären Ursachen der besonderen Wirkung des electrischen Stromes an den Ein- und Austrittsstellen organischer Körper, der electrischen Leitung flüssiger Körper, des Wesens der Electrolyse etc., weiter zu führen und insbesondere zu beurtheilen, wie weit etwa die neuen Thatsachen hiezu eine Handhabe bieten.

[**133**] Aus dem gleichen Grunde werde ich mich im Folgenden auch blos solcher Ausdrücke und Vorstellungen bedienen, welche der älteren, sinnlich leichter vorstellbaren Auffassung der Electricität entsprungen sind, wenn schon an der baldigen Alleinherrschaft der FARADAY-MAXWELL'schen Auffassungen kaum mehr zu zweifeln ist. Ich bin ferner überzeugt, dass ich auf dem mir fremden Gebiete

1) Definition siehe S. 545 Anm. und 672.

manchen Umweg gemacht habe, und ersuche daher den Fachmann um Nachsicht.

Zunächst wollte ich ermitteln, ob in der beobachteten, „scharf begrenzten", polaren Localisation der durch den Strom veranlassten Veränderungen ein blos „lebenden" Objecten zukommendes Verhalten sich ausspräche.

1. Wirkung des galvanischen Stromes auf Gelatine.

Ueber das negative Ergebniss an dicken Tropfen von trübem Gummi arabicum, von Eiweiss und von zerstossenen reifen Eierstockseiern des Frosches bei Behandlung derselben mit dem Wechselstrom ist oben schon berichtet. Dasselbe hat mich nicht gewundert.

Dagegen hatte ich erwartet, dass Stückchen von Gelatine, welche mit Phenolphthaleinlösung und ausserdem bei einigen Versuchen mit Glaubersalzlösung getränkt waren und in einer Lösung von Glaubersalz liegend vom „Gleichstrom" durchströmt wurden, auf der der Anode zugewendeten Seite sich, wenn auch nur wenig, roth färben würden. Aber selbst wenn die Anordnung möglichst verstärkt wurde, indem zwei parallele, mit den Rändern einer kleinen Glasschale verschmolzene, aus dieser Gallerte gebildete Septa in die Strombahn durch den aus Glaubersalzlösung gebildeten, den oberen Rand der Septa nicht erreichenden Electrolyten eingeschaltet waren, fand auch bei langer Durchströmung keine Spur von Röthung, also keine Abscheidung von Natron an den betreffenden Seiten statt. *Die Jonen erhielten also keine Veranlassung, sich auf ihrer Wanderung an diesem „geformten" Gebilde* in bemerkbar werdendem Maasse *zu stauen.* Auch bei umgekehrter Anordnung, wenn die Phenolphthaleinlösung in den genannten Electrolyten gethan war, fand an den nicht damit getränkten, reinen oder mit Glaubersalzlösung imprägnirten Gelatinesepten keine Röthung statt, so stark auch an der Kathode die Röthung auftrat.

Derselbe negative Erfolg zeigte sich, wenn eine *lebende Froschleber* in einer mit Phenolphthalein versetzten Glauber-

salzlösung [**134**] zerschnitten worden war, und die Streifen quer in die Strombahn gelegt wurden. Diese Versuchsergebnisse sprechen gegen die Abscheidung von freiem Natron, sei es an der Aus- oder an der Eintrittsstelle des Stromes, oder an den Durchtrittstellen sowohl der Gallerte wie auch thierischer Organe. Die von den Physiologen an und in den Organen nachgewiesene äussere und innere Polarisation wird also wohl auf eine andere Art vermittelt sein.

2. Polarisirende Wirkung auf Quecksilbertropfen.

Nach diesen vergeblichen Versuchen griff ich zum Quecksilber, um einerseits noch den bildsamen flüssigen Aggregatzustand dem Strome darzubieten und andererseits die Localisation der Jonen auf der Oberfläche des Tropfens beobachten zu können.

An diesem Material machte ich eine Reihe von Beobachtungen, die den Physikern, wenn nicht alle, so doch zum Theil bekannt sein werden; da sie aber für die Deutung unserer biologischen Beobachtungen verwerthbar sind, so sollen sie hier mitgetheilt werden.

Das zunächst verwendete Quecksilber hatte schon oft zum Amalgamiren des Zinkes der Batterie gedient, war also stark mit Zink und vielleicht noch in anderer Weise verunreinigt. Als ich später durch die Güte des Herrn Collegen Sennhofer in Besitz von chemisch reinem, frisch aus Zinnober destillirtem Quecksilber gekommen war, zeigte dieses in manchen für uns interssanten Einzelheiten ein anderes Verhalten; weshalb die Versuche mit beiden gesondert dargestellt werden sollen.

Wird ein Tropfen des in der angegebenen Weise verunreinigten Quecksilbers von etwa 4 mm Durchmesser in Wasser mit dem „Wechselstrom" durchströmt, so verlängert er sich in Richtung des Stromes und bildet bei geeigneter Anordnung vier *rechtwinkelig zum Strom orientirte Querwülste*, deren Oberfläche fortdauernd oxcillirt. Bei etwas anderer Anordnung der Electroden zum Quecksilbertropfen nimmt letzterer Sternform an und kann leicht zum Rotiren nach links oder

rechts herum gebracht werden; ganz interessante electro-dynamische Wirkungen, die uns aber nicht weiter angehen.

In 15—20 vol. procentiger Schwefelsäure dagegen tritt keine Gestaltänderung des Tropfens mehr ein, sondern es [**135**] bedeckt sich das Quecksilber bei momentanem Stromschluss an beiden Polseiten mit Gasbläschen, und zwischen diesen beiden Polen bleibt ein blanker Aequator.

Dieses Bild, welches polarisirten Froscheiern ähnlich sieht, verschwindet rasch, lässt sich aber eine Minute lang fixiren, wenn man der verdünnten Schwefelsäure eine dicke Lösung von Gummi arabicum zusetzt. Durchströmt man länger, so vermehren sich die Gasbläschen rasch derart, dass sie successive die ganze obere Fläche einnehmen und den anfänglich vorhandenen, von Bläschen freien Aequator zum Verschwinden bringen. An dem auf dem Glase aufliegenden, abgeplatteten unteren Theile des Tropfens kann man durch Spiegelung wahrnehmen, dass auf den Polseiten mehr Bläschen entstehen als nach dem Aequator zu. Die unten entstandenen Bläschen strömen gegen den nächsten Pol zu und dabei bewegen sich die vom Aequator herkommenden fast wagrecht; auf der oberen Hälfte sieht man deutlich, dass die Bläschen in Richtung von Polmeridianen des Quecksilbertropfens oscilliren, unabhängig von der Richtung ihrer gleichzeitigen Locomotion am Tropfen. Mit der Stärke des Wechselstromes und mit der Verdünnung der Schwefelsäure bis etwa auf ein halbes Procent nimmt die Amplitude dieser Oscillationen zu, mit der Grösse der leicht sich vereinenden Bläschen ab.

Bei Anwendung eines stark geschwächten Stromes und sehr verdünnter Schwefelsäure entsteht eine regelmässige Circulation der Bläschen innerhalb jedes Quadranten der Oberfläche des Tropfens. Bei schwächstem Strom und schwächster Schwefelsäure entstehen nur wenige Blasen, die um die Mittellinie des Aequators rechtwinkelig zu demselben oscilliren und bei Wanderung der Electroden dem neuen Aequator entsprechend mitwandern.

Setzt man dem Wasser, in welchem der Quecksilbertropfen

stehende Schwingungen bildet, oder bei etwas anderer Anordnung sternförmige Gestalt annimmt und sich dreht, so viel Tropfen Schwefelsäure zu, dass Gasblasen am Tropfen entstehen, so hören mit der Zunahme der Blasenbildung diese Schwingungen zugleich auf, was wohl darin begründet ist, dass jetzt die Oberfläche des Quecksilbers direct in anderer Weise beeinflusst wird. Die Schwingungen des Quecksilbertropfens [**136**] hören aber auch auf, wenn am Tropfen und seiner Umgebung sich scheinbar nichts geändert hat, sofern nur eine der beiden, weit vom Tropfen entfernten Electroden mit Quecksilber überzogen ist, wobei dann an dieser Electrode ein weisses Pulver gebildet wird. Die Erscheinungen sind so wechselvoll, dass man ohne besondere darauf gerichtete Untersuchungen nicht behaupten kann, dass sie blos auf Aenderungen der manche ähnliche Wirkungen hervorbringenden Capillarität beruhen.

Im „galvanischen Strom“ von zwölf Bunsen'schen Elementen verhielt sich das mit Zink verunreinigte Quecksilber folgendermaassen. In schwacher Kochsalzlösung läuft ein Quecksilbertropfen gegen die Anode, um sich mit ihr zu vereinigen, sogar unter Ueberwindung einer nicht geringen Steigung; wird diese Vereinigung durch stärkere Schiefstellung verhindert, so erkennt man deutlich, dass der *Tropfen sich gegen die Kathode zuspitzt* und *sich durch eine geringe Verjüngung gegen den gerundeten anodischen Theil absetzt;* wohl eine Aeusserung derselben Wirkungsweise, auf der das Capillarelectrometer beruht. Circulirt die Anode, so folgt der anodische Theil im Kreise ihr nach, während der kathodische Theil natürlich seinen Ort nicht verlässt, aber seine Richtung entsprechend den Richtungen der Stromfäden ändert. Die kathodische Spitze des Tropfens zeigte bei diesen Aenderungen unregelmässige Ecken, die ich auf Verunreinigung ihres Quecksilbers beziehe; während der anodische Theil immer gerundete Formen darbot und auch flüssiger zu sein scheint. Die *eingeschnürte Stelle hat Niveauflächenrichtung.* Bei längerer Durchströmung wurde der anfangs grössere, anodische Theil des Tropfens kleiner unter entsprechender Vergrösserung des eckigen, kathodischen Theiles.

In einer Lösung von doppeltkohlensaurem Natron zeigt sich wesentlich dasselbe Verhalten; nur ist der Zug zur Anode noch stärker, so dass er noch höhere Steigung des Gefässbodens überwindet und leicht den Tropfen zerreisst; nach dem ersten Abreissen eines anodischen Stückes habe ich dasselbe blos noch ein zweites Mal beobachtet; das kathodische Stück wird an der Oberfläche trüb.

In Brunnenwasser spitzt sich die kathodische Hälfte des Quecksilbertropfens nicht zu, sondern [**137**] behält ihre Lagerung und Gestalt, während die anodische Hälfte sich etwas gegen die Anode hin bewegt, also entsprechend spitzer wird; diese Gestaltung ändert sich sofort entsprechend dem oben Gesagten, wenn man Lösung von doppeltkohlensaurem Natron derart zusetzt, dass sie zwischen beiden Electroden ausgebreitet ist. Alsdann wird sogleich die Kathodenseite des Tropfens spitz. Sobald ein Tropfen Quecksilber an die Platinkathode gekommen war, und diese sich damit überzogen hatte, fand beim Stromschluss keine Steigung des freien Quecksilbertropfens gegen die Anode mehr statt (s. S. 662).

Ein Tropfen des „chemisch reinen" Quecksilbers wurde zunächst mit dem Strom von zwölf Bunsen'schen Elementen in einer Lösung von doppeltkohlensaurem Natron durchströmt. Dabei wandert der ganze Tropfen wieder gegen die Anode hin. Der Tropfen wird oval und zwar jetzt mit dem *spitzeren Theil gegen die Anode* zu (s. S. 662). Auf der Kathodenseite entsteht ein Beschlag des Tropfens, der gegen die Anodenseite sich hinzieht. Beim Unterbrechen wandert der Oxydbeleg gegen die Anodenseite, um unter ihr zu verschwinden. Beim Schluss tritt der Beschlag von der Spitze des Tropfens gegen die Kathodenseite, so dass die zugespitzte Anodenseite blank ist und durch einen grauen, parallel begrenzten Oxydring von dem stumpfen Kathodentheil geschieden ist. Je näher die Electroden einander und damit dem Tropfen sind, um so mehr verschiebt sich dieser Gürtel gegen die Kathode, um so mehr spitzt sich die blanke Anodenseite des Tropfens zu; bleibt aber immer noch anodenwärts orientirt, bis bei geeigneter Nähe eine *halsartige Einschnürung des Tropfens* anodenwärts vom

Oxydring stattfindet und weiterhin ein Abreissen eines Stückes unter Hinführung desselben gegen die Anode erfolgt.

Sobald der abgerissene Tropfen die Anode berührt, bekommt er eine gelbe Ueberzugsschicht; bei erneutem Stromschluss gleitet er langsam gegen die Kathode und rennt nach Berührung derselben manchmal wie angezogen und abgestossen zwischen beiden Electroden hin und her.

Bei Durchströmen chemisch reinen Quecksilbers in Wasserleitungswasser entsteht wesentlich dasselbe. In sehr verdünnter Schwefelsäure findet auch dieselbe [**138**] Gestaltänderung des Tropfens statt; das zugespitzte Ende ist gegen die Anode gewendet; der Tropfen wandert aber gegen die Kathode (statt wie bisher gegen die Anode). Der Oxydring nimmt die beschriebene Stellung ein, und bei Wanderung mit einer Electrode um den Tropfen herum folgt der dem wandernden Pole zugewendete Theil des Tropfens der Electrode, und es wird deutlich, dass der Oxydring im Ganzen immer Niveauflächenrichtung annimmt, wenn schon das Aequatorband bei einigen Anordnungen sich zwar parallel, aber wellig contourirt zeigt. Bei Zusatz von mehr Schwefelsäure entsteht an der Stelle des Oxydbandes ein Kranz von Gasblasen, innerhalb dessen die einzelnen Blasen in Spiraltouren laufen.

Behandelt man den in Lösung von kohlensaurem Natron liegenden, noch von der Behandlung mit dem Gleichstrom her zum Theil mit Oxyd bedeckten, vorher chemisch reinen Quecksilbertropfen in dieser Lösung mit dem „Wechselstrom", so erhält man je nach der Stromstärke verschiedene Bilder, welche alle für uns von Bedeutung sind.

Bei sehr schwachem Strom und bei blosser Berührung der Flüssigkeit mit der einen Electrode entstehen auf der Oberfläche des Tropfens mit dem Stromschluss aus den Oxydbröckeln Reihen in Richtung der von den Electroden ausgehenden Stromfäden, derart, dass die Oberfläche des Tropfens in zwei polare Hälften getheilt ist, von denen jede mit, den genannten Richtungen entsprechenden Reihen von braunen, schwingenden (?) Flecken

bedeckt ist, die sich fortwährend seitlich verschieben und am seitlichen Rande des Tropfens auf die Unterfläche absinken, um dann an der Polseite wieder aufzusteigen. Der sehr schwache Strom bewegt also die auf der Oberfläche des Quecksilbers liegenden Theile noch in Richtung der Stromfäden des ganzen electrischen Feldes. Je nach der Stromdichte bleibt ein blanker Aequatorgürtel frei oder nicht.

Bei geringerer Verstärkung des Stromes durch ein Minimum tieferes Eintauchen der Electroden oder bei stattgehabter Erwärmung des Menstruum tritt schon eine geringe Convergenz der Bröckelreihen gegen die Polseite des Tropfens ein. Bei tiefem Eintauchen der Drahtelectrode bedecken sich die [**139**] beiden Polseiten mit einer geschlossenen Schicht von Oxydmasse, und die so entstandenen „Polfelder" sind durch „Niveaulinien" des ganzen Stromfeldes, nicht durch Linien begrenzt, welche um die Pole des Tropfens centrirt sind. Sie schliessen einen blanken Aequator ein. In diesen Polkappen geht Bewegung vor sich; die seitlichen Partien sinken wieder ab; und wenn nicht gleich Ersatz vorhanden ist, gewinnt es den Anschein, als wäre das Polfeld um den Pol des Tropfens centrirt. Beobachtet man das Absinken, so sieht man die absinkenden Theile aber längs der Niveaulinie über den seitlichen Tropfenrand gleiten und so die normale Grenze der defect gewordenen Polkappe noch markiren. Je kleiner der Quecksilbertropfen im Verhältniss zur Grösse und zum Abstande der Electroden ist, um so deutlicher tritt natürlich der Unterschied zwischen Niveaulinien des ganzen Feldes und um die Tropfenpole centrirten Linien hervor.

Wird die Stromdichte für den Tropfen durch Näherung der Electroden verstärkt, so verschiebt sich jederseits die Oxydschicht äquatorwärts, so dass die Pole blank werden; die Oxydbrocken oscilliren jetzt *in Richtungen von Polmeridianen des Tropfens* und begrenzen sich polwärts mit einer um den Tropfenpol centrirten Linie, gegen den noch blanken schmalen Aequator mit einer annähernd einer Niveaulinie des ganzen Feldes entsprechenden Linie. Je näher die Electroden einander gebracht

werden, um so grösser werden die blanken Polfelder, um so mehr rücken die beiden braunen Bänder gegen einander, schliesslich bis zur Berührung in der Mitte und formiren so deutlich ein dichtes braunes Aequatorband. Dabei sind dann die Ränder dieses Bandes nicht mehr polwärts centrirt, sondern entsprechen Niveaulinien; der braune Aequator ist also jetzt ein durch Niveaulinien begrenztes, gleich breites Band, dessen Theile nicht mehr oscilliren. Bei weiterer Näherung der Electroden gegen den Tropfen wird dieser Aequator schmäler, bei Entfernung wieder breiter.

Manchmal sieht man beim Stromschluss die beiden, aus fibrirenden Bröckeln bestehenden braunen Niveaulinien sofort in gewissem Abstande von ihren Polen entstehen, darauf in kurzer Zeit einander sich nähern, um dann in constantem, der [**140**] Stromdichte entsprechendem Abstande stehen zu bleiben; es entstehen also beim Stromschluss sogleich Polfelder von gewisser Grösse, die bei weiterer Durchströmung allmählich eine Vergrösserung erfahren, also ganz wie es von den Eiern des Frosches und Triton beschrieben worden ist.

Wird ein in starker Schwefelsäure mit dem Gleichstrom behandelter Tropfen reinen Quecksilbers, welcher in Folge dessen noch an seiner ganzen Oberfläche mit einer trüben Staubschicht bedeckt ist, in derselben Flüssigkeit mit dem Wechselstrom behandelt, so zieht sich die bedeckende Schicht auf die beiden Polfelder zurück und lässt einen Aequator blank hervortreten. Bald jedoch wird der graue Staub vom Tropfen fortgeführt. Nach dem Zusetzen von Wasser wird beim Durchströmen die ganze Oberfläche des Tropfens trüb bedeckt, und erst bei der Stromunterbrechung sammelt sich der Ueberzug wieder auf die Polfelder und lässt einen Aequator frei.

Es hat sich also bei der electrischen Behandlung von *Quecksilbertropfen* in verschiedenen Electrolyten in Bezug auf die *Localisation* der durch den electrischen Strom hervorgerufenen *Veränderungen an der Oberfläche eine wesentliche Uebereinstimmung der Erscheinungen mit den an Eiern bei gleicher äusserer Einwirkung gemachten Beobachtungen* ergeben: Eine Zerlegung der Oberfläche in drei verschiedene Abschnitte, in zwei gegen die Electroden gewendete Polfelder, welche sich anders verhalten als der

von ihnen begrenzte Aequator. Letzterer hat wieder, von vorhandenen kleinen Abweichungen abgesehen, im Ganzen die Richtung der Niveauflächen der betreffenden Stelle des electrischen Feldes. Im *Gleichstrom* nahm der unreine Quecksilbertropfen sogar *eine Form an,* welche der unter der gleichen Einwirkung entstandenen *Gestaltänderung des Froscheies etwas entspricht,* indem auch bei ihm während der Durchströmung in Kochsalzlösung der der Anode zugewendete Theil gerundet und dicker wurde als der übrige Theil, welcher sich, wie beim Froschei gegen die negative Electrode verlängerte; die Grenze beider Abschnitte hat bei beiden Objecten die Richtung der bezüglichen Niveaufläche. Besondere *Linien am Aequator,* welche in ihrer *Richtung von Polmeridianen* den Richtungen der einige Male beobachteten *Pigmentstreifen* am electrischen Aequator der Eier entsprechen, sowie ein *besonderes Verhalten der* beiden Grenzen [**141**] des Aequators, der „*Niveaulinien*", bei einem Versuche am Quecksilbertropfen vergrössern die Uebereinstimmung.

Schliesslich wurde bei einer Versuchsanordnung auch ein *Wachsthum der* beim Stromschluss sogleich aufgetretenen *Polfelder* während der Dauer der Durchströmung am Quecksilbertropfen, entsprechend dem Verhalten der Polfelder der thierischen Eier beobachtet.

Diese mehrfache Uebereinstimmung in den wesentlichsten Merkmalen der Localisation der durch den electrischen Strom an lebenden Objecten und am Quecksilber hervorgerufenen Veränderungen scheint auf eine Uebereinstimmung auch der Ursachen dieser Localisation in beiden Fällen hinzuweisen, wenn schon der Versuch mit der in Phenolphthallein getränkten Gallerte (s. S. 659) *nicht für einen Antheil der Jonen bei der Polarisation der organischen Gebilde* zu sprechen vermag.

Wir haben also ermittelt, dass die in Richtung von Niveauflächen scharf umgrenzte Localisation der Reaction auf den Strom keine specifische Leistung der vitalen Substanzen ist. Und mit der Feststellung dieser principiellen Uebereinstimmung des

Verhaltens bei organischen und einem anorganischen Objecte hätte ich als Nicht-Physiker und Nicht-Physiologe mich vielleicht begnügen können.

3. Polarisirende Wirkung des **Wechselstromes** auf **feste** metallische Intraelectrolyten von verschiedener Gestalt.

Doch das Quecksilber ist blos in rundlicher Gestalt zu verwenden; es blieb daher die Frage, ob auch bei den complicirter gestalteten anorganischen und organischen Gebilden eine Uebereinstimmung auftritt. Deshalb beschloss ich, noch mit festen Metallen, welche sich in jede Gestalt bringen lassen, einige Versuche anzustellen. Und weiterhin verlangte es mich, auch der Ursache der scharf begrenzten polaren Localisation selber näher zu treten. Dieser letztere Zweck, sowie der Umstand, dass sich bei den festen Metallen einige Verschiedenheiten in der Localisation der Polfelder gegenüber der der lebenden reactionsfähigen Gebilde ergaben, nöthigten zu einer weiteren Ausdehnung der Versuche an diesen Metallen, insbesondere aber zu einem analytischen Vorgehen, so dass an ihnen Experimente mit Formen angestellt werden mussten, denen ich im Gebiete des Organischen zum Theile keine wesentlich gleichen gegenüberzustellen habe, welche somit leicht als nicht hieher gehörig beurtheilt werden könnten.

[**142**] Die festen Metalle erwiesen sich als sehr geeignet; und die nach den ersten brauchbaren Resultaten vorgenommene Durchsicht der Literatur zeigte, dass bezügliche Erscheinungen schon im Jahre 1880 von A. Guébhard[1]) beschrieben worden sind. Er durchströmte mit dem galvanischen Strom blanke Metallplatten in Lösungen von Metallsalzen, ohne die Electroden in Berührung mit der Platte zu bringen und beobachtete die an beiden Polseiten der Platte entstehenden Niederschläge, insbesondere den der Anode zugewendeten Metallniederschlag. Sein Interesse wandte sich den bei

1) Guébhard, Adrien, Compt. rend. Bd. 90, S. 984 und 1124. 1880, Bd. 93, S. 403, 582 und 792, 1881, Bd. 94, S. 437 und 581. 1882, L'Electrien, Bd. 2, S. 59—67, 273—283, 429—439. 1881—1882. Journal de Physique, (2) Bd. 1, S. 205—222. 1882.

dünnem Niederschlag entstehenden farbigen Linien zu, und er zeigte, dass bei gewisser Anordnung des Versuchs diese Linien äquipotentiale Curven darstellen.

An seine Publication schlossen sich sofort zahlreiche theoretische Erörterungen und Versuche anderer Autoren mit dem galvanischen Strom an, so von E. Mach, L. Ditscheiner, A. Tribe, Roiti, Volterra und Pasqualini, von denen uns jedoch blos die Mittheilungen der letztgenannten Autoren näher angehen.

Roiti[1]) fand, dass auf der Kupferplatte der Metallniederschlag auf der Eintrittseite des Stromes ausgebreiteter stattfindet als der Oxydniederschlag auf der Austrittseite. Den zwischen beiden Niederschlägen unbedeckt bleibenden Raum leitet er von einem Polarisationsstrom ab, welcher sich vom primären Strom subtrahirt.

A. Tribe[2]) dagegen beobachtete an hohlen, in axialer oder äquatorialer Lage zwischen Electroden in Kupfervitriollösung durchströmten silbernen Röhren, dass der Kupferniederschlag auf der Eintrittsseite des Stromes weniger ausgebreitet ist als der Oxydniederschlag auf der anderen Seite.

[**143**] Vito Volterra[3]) berechnet, dass die Linien gleicher Färbung mit den Linien gleichen Potentiales identisch sind für eine Kugel von Blech, sowie unter Umständen für den Abschnitt einer Kugeloberfläche.

Pasqualini[4]) hat die Abhängigkeit der Ausdehnung des vom Niederschlag frei bleibenden Raumes von der Stromintensität, von der Natur des Metalles und des Electrolyten, sowie von der Concentration des letzteren untersucht.

Statt der Metallplatte wurde ein verticaler, in 100 gleiche Grade im Kreise herum getheilter Messing-, respective Kupfercylinder von

1) Roiti, N. Cim. Bd. X, S. 97, 1881.

2) A. Tribe, Ueber die Vertheilung der Electricität auf hohlen Conductoren in Electrolyten. Phil. Mag. Bd. 16, S. 384—386, 1883.

3) Vito Volterra, Sulle figure elettrochimiche di A. Guébhard. Atti della R. Acc. delle Sc. di Torino, Bd. 18. Febr. 1883 und Ueber die electrochemischen Bilder auf der Oberfläche eines Cylinders. N. Cim. Bd. 13, S. 119—139, 1883.

4) Pasqualini, L., Ueber die electrochemischen Bilder auf der Oberfläche eines Cylinders. N. Cim. Bd. 14, S. 26—38, 1883.

28,5 mm Durchmesser in möglichst neutraler Zinklösung verwendet. Die Ausdehnung des auf diesen Cylinder niedergeschlagenen Zinkes ist bei gleicher Stromintensität constant und kann etwa 90° erreichen; grösser wird sie kaum auch bei grosser Vermehrung der Intensität; die Ausdehnung des braunen Niederschlages auf der anderen Seite wird fast eben so gross.

Der Winkel α von der Aequatorialebene bis zu den Niederschlägen steht bei constanter Concentration mit der Stromesdichtigkeit in der Relation

$$D \alpha \sin \alpha = N$$

wobei N eine Constante ist.

Bei verschiedenen Concentrationen der Zinkvitriollösung von der Leistungsfähigkeit μ ist N/μ constant. Nach VOLTERRA ist unter der Annahme, dass die entblösste Stelle von einem Polarisationsstrom herrührt, wenn R der Radius des Cylinders, $\varepsilon_1 + \varepsilon_2 = \varepsilon$ die electromotorischen Kräfte dieses Stromes an den Niederschlägen sind:

$$\varepsilon = \frac{4\,DR}{\mu}\,(E - K \cos^2 \alpha),$$

[**144**] wo

$$K = \int_0^{\frac{\pi}{2}} \frac{d\varphi}{\sqrt{1 - k^2 \sin^2 \varphi}}$$

und

$$E = \int_0^{\frac{\pi}{2}} \sqrt{1 - k^2 \sin^2 \varphi}\, d\varphi$$

und $k = \sin \alpha$ ist.

Auch diese Formel wurde von PASQUALINI bestätigt. (Referirt nach Beiblätter zu den Annalen der Physik und Chemie, Bd. 8, 1884.)

Durch die vorliegenden Arbeiten ist das Gebiet noch nicht erschöpfend bearbeitet.

Es fehlen noch alle Versuche über das Verhalten beim „Wechselstrom"; und auch bei Verwendung des Gleichstromes bieten Variationen der Versuchsbedingungen manche auffällige Erscheinung dar, von denen es zweifelhaft erscheinen muss, ob sie durch

den von Roiti und Volterra angenommenen Polarisationsstrom erklärbar sind.

Als Nicht-Physiker werde ich mich theoretischer Erörterungen enthalten und mich auf die Wiedergabe meiner Versuchsergebnisse beschränken, soweit sie zum Verständniss der an lebenden Objecten beobachteten Erscheinungen beitragen. Bei diesen Versuchen wurde manche Vermuthung experimentell geprüft, welche von einem Physiker von vorn herein ausgeschlossen worden wäre.

Wer jedoch auf biologischem Gebiete arbeitet, wird bald daran gewöhnt, die Richtigkeit jedes scheinbar zwingenden positiven oder negativen Deductionsschlusses vor seiner Verwendung immer erst noch auf ihre empirische Bestätigung zu prüfen, da unsere biologischen Grundsätze zumeist blos Annäherungen an die Wahrheit sind. Auf einem mir fremden Gebiete war diese Vorsicht noch mehr geboten; und ich denke, es wird aus demselben Grund vielleicht auch manchem meiner biologischen Leser die Darstellung dieser primitiven Ableitungen willkommen sein.

Es ist ferner zu erwähnen, dass Mateucci einen Draht in einer feuchten Hülle unter Verbindung der Electroden eines galvanischen Stromes mit dieser Hülle durchströmt und gefunden hat, dass dann auf Polarisation beruhende Ströme auftreten, welche den electromotorischen im Nerven gleichen; und L. Hermann hat einen in verdünnter Schwefelsäure liegenden Platindraht als [**145**] „Kernleiter" verwandt. Doch hatten diese Versuche nicht die Ermittelung der specifischen Localisation der Polarisation zum Ziel.

Es entstehen nach obigen Citaten an dem in einen Electrolyten eingelegten, die Electroden nicht berührenden Metallstück beim Durchströmen mit dem galvanischen Strom zwei den Electroden zugewendete Felder oberflächlicher Veränderung des Metalles und zwischen beiden bleibt ein oberflächlich nicht verändertes Gebiet; auf erstere will ich gleich den für die an lebenden Objecten beobachteten polaren Veränderungen eingeführten Namen Polfelder, auf letzteres den Namen Aequator ausdehnen.

Der im Electrolyten liegende, die Electroden nirgends berührende

Körper werde kurz, wenn auch nicht ganz correct, als **„Intraelectrolyt“** bezeichnet.

Gehen wir nun zu den Ergebnissen der eigenen, vorwiegend und, wo nicht besonders anders bemerkt, stets mit dem Wechselstrom angestellten Versuche über.

Zunächst seien die für Wechselstrom und galvanischen Strom gemeinsamen Wirkungsweisen mitgetheilt.

Die Polfeldveränderung beginnt immer an den den Electroden nächsten Theilen des Metallstückes, den Polen, und breitet sich von da anfangs rasch, allmählich langsamer aus, um schliesslich stabil zu bleiben. Die *Intensität der Veränderung ist hier abweichend von den Eiern stets an den „Polen“* (s S. 579) *des Intraelectrolyten am grössten* und nimmt von da continuirlich ab; bei lange dauernder Durchströmung nimmt sie derartig stetig zu, dass dann auch die Grenzschichte des Polfeldes gegen den blanken Aequator stark verändert ist, so dass also ein greller Contrast, kein allmählicher Uebergang zwischen beiden Theilen besteht. Dies gilt natürlich nur, wenn der Electrolyt nicht schon ohne Strom das eingelegte Metall verändert.

Nach Stromunterbrechung geht bei neuem Schluss die weitere Polfeldbildung nicht wieder erst von den Polen des Stückes aus; sondern sofort mit dem Schluss schreitet auch die Grenze des Polfelds fort. Daher breitet sich auch durch rasch intermittirende Ströme das Polfeld aus; während, wenn jede neue Polfeldbildung an den Polen beginnen und von da sich ausbreiten müsste, es eine Unterbrechungsgeschwindigkeit geben müsste, bei welcher das Polfeld nicht wachsen könnte. Dasselbe [**146**] erfahren wir, wenn man nach jeder kurzen Durchströmung das gebildete Polfeld mit Ausnahme seiner Aequatorgrenze mit Putzpulver wegputzt. Bei erneuter Durchströmung sieht man dann das Polfeld sogleich auf Kosten des Aequators sich ausdehnen, obgleich an dem blank geputzten Pol selber die Veränderung von Neuem an den Polen beginnt und den von früher her erhaltenen Rest des Polfeldes noch nicht erreicht hat.

Daraus dürfen wir schliessen, dass die später erfolgende Bildung des distalen Theiles der Polfelder wohl nur dadurch bedingt ist, dass an diesen Stellen die Zahl der eintretenden Strom-

fäden bei kürzerer Dauer der Durchströmung zu gering ist, um schon eine sichtbare Veränderung hervorzubringen. Diese Auffassung wird bestätigt dadurch, dass bei Anwendung des Gleichstromes auf Kupfer in Kupfervitriol schon nach einer äusserst kurzen Durchströmung, welche blos ein ganz kleines sichtbar mit Metall beschlagenes Eintrittspolfeld hervorgebracht hat, beim Herausheben gleichwohl schon die ganze Grösse des erst nach viel längerem Durchströmen sichtbar werdenden Polfeldes benetzbar geworden ist, während der Aequator noch, wie vorher die ganze Münze, unbenetzbar ist. Beim Austrittspolfeld dagegen ist die Benetzungsfläche nicht grösser als die jeweilig sichtbare mit Oxyd bedeckte Ausdehnung desselben.

Mit der Zunahme der Stromdichte nimmt auch die relative Grösse der Polfelder zu, also die Breite des Aequators ab, wie dies schon die obengenannten Autoren festgestellt haben. Besonders abhängig ist die „sichtbare" Grösse der Polfelder von der specifischen Beschaffenheit der Oberfläche. So bilden z. B. von Schrotkörnern, Rehposten u. dgl., welche in Kochsalzlösung durchströmt werden, einige derselben ganz schwach veränderte, kleine Polfelder, während an daneben liegenden, gleiches Aussehen darbietenden Exemplaren gleicher Grösse grosse, stark veränderte Polfelder entstehen; diese Verschiedenheit beruht hier wohl nur auf zu geringer Veränderlichkeit der Oberflächenschichte und auf dadurch bedingtem Unsichtbarbleiben der dem Aequator benachbarten Theile des Polfeldes, selbst bei längerer Durchströmung. Dagegen ist vollkommen deutlich, dass an ihres Ueberzuges beraubten, also blanken Rehposten etc. der Aequator viel kleiner wird, als ceteris paribus an noch mit ihrer harten [**147**] Oxydkruste versehenen, deren Polfelder auch nach sehr langem Durchströmen mit stark veränderten Rändern einen breiteren Aequator begrenzen.

Wirkung des Wechselstromes.

Wenden wir uns zu den speciellen Ergebnissen der mit dem Wechselstrom angestellten Versuche, so sei zunächst der Einfluss

der Gestalt und Grösse des Intraelectrolyten auf die Gestalt und Lage der Polfelder, resp. des Aequators dargestellt und mit der *Kugelgestalt* begonnen.

1. Werden Bleikugeln oder Messingkugeln in einem grossen electrolytischen Felde vertheilt und durchströmt, so *bilden die Grenzlinien der Polfelder deutlich die äquipotentialen Curven eines homogenen electrischen Feldes, gleich den Froscheiern.*

Beide Polfelder freistehender Kugeln werden im Wechselstrom gleich gross; nur in unmittelbarer Nähe einer Electrode tritt ein, wohl von der divergirenden Richtung der Stromfäden abhängiges deutliches Kleinersein des dieser Electrode zugewendeten Polfeldes unverkennbar hervor. Der hier deutliche Unterschied ist aber immerhin so gering, dass es nicht zu verwundern ist, dass ein entsprechendes Verhalten an den von einer dicken, die Beobachtung durch Lichtbrechung erschwerenden Gallerthülle umgebenen und blos 2,5 mm grossen Froscheiern nicht sicher festgestellt werden konnte.

Die *relative Grösse der Polfelder* steht bei den Metallkugeln der von mir geprüften Dimensionen, ähnlich wie bei den Froscheiern, ceteris paribus *in einem umgekehrten Verhältniss zur Grösse des Kugeldurchmessers*, was aus folgender Tabelle hervorgeht. Die kugeligen Gebilde derselben wurden alle zwei und eine halbe Minute lang in einhalbprocentiger Kochsalzlösung in einer Schale von 63 mm Durchmesser, bei 56 mm Electrodenabstand, bei Mittelstellung zwischen beiden Electroden und constanter Flüssigkeitshöhe unmittelbar nach einander durchströmt. Da die Versuche unmittelbar nach einander vorgenommen wurden, ist wohl auch die Stromstärke als wesentlich die gleiche anzunehmen.

[**148**]

	Durchmesser der Kugel	Durchmesser des Aequators	Breite des Aequators in Procenten des Durchmessers der Kugel
Bleikugel mit Oxydüberzug	6,8 mm	1,3—1,5 mm	20%
	5,7	1,7—2,5	30
	2,8	1,1	40
	2,0	1,0	50
	1,2	0,8	66
Blanke Bleikugel	6,8 mm	0,3—0,6 mm	7%
	2,6	0,6—0,7	24
	1,5	0,5	33
Wachskugel mit sogenanntem Silberblatt überzogen	16 mm	1,5 mm	9%
Wachskugel mit Apotheker-Goldblatt überzogen	16,3 mm	2,8—3,8 mm	18%
	7,0	1,5—2,0	24%
	4,9	1,4—1,5	29%

Wenn auch diese Messungen an sich sehr ungenau sind, so zeigen sie in Folge der starken Variationen der Durchmesser doch die Hauptsache deutlich; und es ergiebt sich zugleich, dass *Kugeln von kleinerem Durchmesser ceteris paribus sogar bei demselben Stoff einen absolut grösseren Aequator bekommen können als grössere*, wie wir das an den ungleich grossen, unreifen Froscheiern noch stärker ausgesprochen fanden.

Durch lange fortgesetztes Durchströmen wird dieser Unterschied geringer, wie folgende Tabelle, gleichfalls für halbprocentige Kochsalzlösung, aber bei schwächerem Strome zeigt:

	Durchmesser in Millimeter	Breite des Aequators			
		nach 1 Min. Durchströmung	dieselbe in % des Durchmessers	nach 4 Min. Durchströmung	dieselbe in % des Durchmessers
Bleikugel	6,8	3,0 mm	44	2,2 mm	33
Messingkugel . . .	7,0	2,0	28	1,85	26
» . . .	2,65	1,35	51	1,2	46
» . . .	1,3	0,85	65	0,75	57
» . . .	1,3	0,9	69	0,75	57

[**149**] Ausserdem geht aus beiden Tabellen hervor, dass verschiedene Metalle ceteris paribus verschieden grosse Polfelder bilden, wofür wir ein entsprechendes Verhalten an jedem einzelnen Froschei hatten, indem immer im Bereich des unteren, nahrungsdotterreichen, hellen Abschnittes der Aequator allenthalben gleich schmal war und sich im Bereiche des oberen, mehr protoplasmatischen Bildungsdottertheiles stetig nach oben verbreiterte.

Die Tabellen zeigen für halbprocentige Kochsalzlösung als Electrolyten folgende Reihenfolge der abnehmenden Grösse der Polfelder an Kugeln von 6,8—7 mm Durchmesser: blankes Blei, Messing, Bleischrot mit Rinde, Apothekergoldblatt. Gelegentlich wurden an metallenen Gebilden einige Beobachtungen gemacht, welche darauf hindeuten, dass sich für andere Electrolyten, z.B. für schwefelsaures Natron, Salzsäure diese Reihenfolge vielleicht ändern würde.

Dem Polfelde anhaftende Luftbläschen werfen als schlechte Leiter natürlich einen starken Schatten, so dass an ihrer Haftstelle und deren nächster Umgebung die Metalloberfläche unverändert bleibt, und in der darauffolgenden Zone das Polfeld geschwächt ist.

Eine zweite an Bleikugeln, in anderer Richtung als die erste, vorgenommene Durchströmung bewirkt Entstehung neuer entsprechend gelagerter Polfelder, die natürlich im Bereich des früheren Aequators am deutlichsten sind. An Messingkugeln sieht man nach nur kurzer zweiter Durchströmung, dass *im Bereiche der neuen Polfelder die beiden Seitentheile des früheren Aequators als scharf begrenzte blanke Niveaulinien von der Veränderung frei geblieben sind*, *wie es entsprechend an der Gallenblase des Frosches*, hier selbst nach langdauernder zweiter Durchströmung, noch der Fall war.

Sind *zwei Kugeln in Richtung der Stromfäden* unter 1/8 ihres Durchmessers *einander genähert*, *so werden die einander zugewendeten Polfelder derselben deutlich kleiner*, und zwar um so kleiner (also ähnlich, wie wir es an der zu zwei Kugeln eingeschnürten Gallenblase sahen), aber zugleich stärker verändert, je näher die Kugeln einander stehen; die einander abgewendeten Polfelder der Metallkugeln werden um so

grösser, derart, dass sie zuletzt mehr als die Hälfte der Kugeloberfläche einnehmen. Berühren sich beide Kugeln mit blanken Stellen, sind sie also leitend verbunden, [**150**] dann entstehen blos noch die einander abgewendeten weit über die Hälfte der Kugeloberfläche einnehmenden Polfelder; beide Kugeln also reagiren wie ein einziges Stück.

Auch nebeneinander, also in äquatorialer Richtung benachbart liegende Kugeln beeinflussen einander aber erst bei grösserer Nähe, indem der Aequator beider sich gegen die Stelle grösster Nähe hin plötzlich stark verbreitert, wohl weil die Stromfäden sich hier auf zwei Gebilde vertheilen. Ist die Verbindungslinie einander sehr naher Kugeln schief zur Stromrichtung gestellt, so wird der Aequator gegen diese Stelle hin allmählich breiter, und die beiden Polfelder jeder Kugel werden wieder ungleich gross. Gegen die Berührungsfläche beider Kugeln am Boden erfolgt gleichfalls eine Verbreiterung des Aequators; während beim Froschei, welches durch die Gallerthülle an dieser Berührung gehindert wird, eine solche Verbreiterung fehlte, aber an aus der Hülle befreiten Embryonen deutlich ausgesprochen war.

An den beiden inneren, kleineren Polfeldern einander sehr naher, in Richtung des Stromes hintereinander liegender Messingkugeln bei Durchströmung mit dem Wechselstrom in $^1/_2$procentiger Kochsalzlösung sah ich eigenthümliche Erscheinungen, siehe Taf. IX, Fig 21. An den beiden einander nächsten Stellen ist ein dunkelgrüner, gleichmässig rundlicher Fleck (1), der mit scharfer Grenze abschliesst; darauf folgt nach aussen ein metallisch gebliebener Ring (2), auf diesen eine braune Zone, welche, nach innen scharf begrenzt, mit starker Veränderung anhebt, nach aussen aber allmählich schwächer wird und so in einen (4) wieder metallischen blanken Hof übergeht. Dieser wird aussen begrenzt durch eine (5) blaugrüne, viel breitere Zone, welche nach innen mit starker Veränderung beginnt und nach aussen allmählich an Intensität der Veränderung abnimmt und ihrer Farbe nach dem äusseren Polfeld entspricht. Das dunkle Centrum (Nr. 1) kann auch fehlen, dann wird das Centrum entsprechend Nr. 2 durch

eine helle metallische Scheibe gebildet. Auch an Bleikugeln entstehen entsprechende Zonen bei gleicher Versuchsordnung.

Da hier zwei blanke metallische Ringe zwischen den veränderten Zonen liegen, kann also die zonale Färbung nicht blos auf optische Interferenz zurückgeführt werden; und da ich mir [**151**] derartiges zonales Verhalten auch nicht aus dem sinusoidalen Verlauf der Phasen meines Wechselstromes ableiten konnte, so prüfte ich noch das Verhalten so naher hinter einander liegender Messingkugeln im „Gleichstrom", wieder in ½procentiger Kochsalzlösung.

Es zeigte sich, dass jetzt die beiden inneren Polfelder nicht wie beim Wechselstrom kleiner wurden, sondern eben so gross, eher sogar ein wenig grösser schienen als die äusseren. An den einander nächsten Stellen beider Kugeln entstanden wieder wie beim Wechselstrom Ringzonen. Am kathodischen, rothbraunen, inneren Polfeld ist in der Mitte eine noch fast blanke, also nur wenig veränderte Scheibe ohne scharfe Ränder, oder das Centrum ist schwärzlich; darauf folgt die stärker veränderte, breite rostbraune Zone, die peripher einen schmalen schwarzgrünen Saum geringer Veränderung zeigt. Das äussere kathodische Polfeld kann auch im Centrum neben seiner rostbraunen Hauptfarbe noch einen deutlichen schwarzen Schimmer haben und zwar in grosser Ausdehnung. Das innere Anoden-Polfeld ist in der Mitte ganz blank; dann kommt ein grünschwarz gefärbter Ring, der stark verändert anhebt, aber nach aussen allmählich ausläuft; daran schliesst sich die breite Zone des nach dem Aufhören der Bläs'chenbildung blanken Bläs'chenfeldes, neben dessen peripherem Rand nach aussen manchmal eine deutliche, verschieden breite Trübung sich findet, besonders oben und seitlich an der Kugel. Das äussere anodische Bläs'chenfeld zeigt gleichfalls manchmal diese unregelmässig gestaltete Randtrübung, ist aber sonst durchwegs blank, nachdem die Bläs'chen entfernt worden sind. Die Randtrübung ist offenbar ohne Bedeutung; sie rührt wohl von freien Jonen her, welche von den Electroden oder vom kathodischen Polfeld aus sich ausgebreitet haben.

Wenn nun auch gewiss der zwischen den beiden einander nahen Polfeldern entstehende Polarisationsstrom an diesen Erscheinungen einen Antheil hat, so bedarf doch die Ursache dieser zonal scharf begrenzten Veränderungen verschiedenster Intensität noch der Aufklärung.

Selbst unvollkommen vom Electrolyten bedeckte Kugeln bilden, soweit sie in der Flüssigkeit liegen, Polfelder mit äquipotentialen Curven ihrer Aequatorränder, im Unterschied zu dem Verhalten der unvollkommen bedeckten Gallenblasen, bei welchen [**152**] die Polfeldgrenzen unter diesem Verhältnisse stark von den Niveaulinien der Stelle des electrolytischen Feldes abwichen.

2. Gehen wir zum Verhalten *platter Gebilde* über, so tritt bei ihnen, im Gegensatz zu den Kugeln, bezüglich der Grösse und Gestaltung der Polfelder deutlich der Einfluss der Höhe der über, respective der Breite der seitlich vom Intraelectrolyten stehenden leitenden Flüssigkeit hervor, so auch bei runden Scheiben.

Die Erzeugung eines geradlinig parallel contourirten Aequators auf der Fläche von runden Scheiben in runden Schalen bei Mittelstellung des Gebildes zwischen den Electroden ist ausser von der Höhe der Flüssigkeit noch von mehreren anderen Umständen abhängig. Bei geringem Abstande der platten Electroden in enger Schale genügt gewöhnlich eine Höhe der überstehenden Flüssigkeit von etwas über dem Radius des Gebildes. Ist bei gleichem Electrodenabstand die Schale grösser, so ist eine grössere Höhe nöthig, welche bei grösserem Electrodenabstand noch erheblich vermehrt werden muss. Dabei ist aber am seitlichen Rande der runden Scheibe der Aequator immer noch schmaler als der Aequator auf der Fläche. In dem Maasse als die überstehende Flüssigkeitsschichte niedriger ist (bei gleich bleibender seitlicher Ausdehnung der Flüssigkeit), entsteht in der Mitte des platten Gebildes eine zunehmende Verbreiterung des Aequators, bis bei unbedeckter oder nur eben benetzter oberer Fläche diese keine Polfelder mehr bildet.

Dies Verhalten entspricht der centralen Verbreiterung des Aequators an den zwischen Glasplatten flach gepressten Froscheiern, auf deren platte Flächen Stromfäden nur von der Höhe

der geringen Dicke der gepressten Gallerthülle aus eintreten konnten. Dasselbe gilt natürlich auch für die Unterfläche platter Gebilde; weshalb diese bei ebenem Boden des Gefässes unverändert bleibt, selbst bei dünnster Substanzlage, wie sie feinste Goldblättchen darbieten: alles Beweise, dass nur der Eintritt des Stromes aus dem Electrolyten in das Metall und der Austritt in den Electrolyten, nicht aber die Durchströmung der Oberfläche des vom Electrolyten umgebenen Metalles die Veränderung des letzteren hervorruft; dass also die an der Ein- und Austrittsstelle entstehenden Jonen eine wesentliche Ursache dieser Veränderungen sind, was allerdings für Metalle keines Beweises mehr bedurfte. (Siehe bezüglich organischer Gebilde dagegen Seite 660.)

[**153**] Mit diesen Verhältnissen im Zusammenhang steht auch der Befund, dass an den Seitenflächen platter Gebilde der Aequator bei oben überstehender Flüssigkeitsschicht oben schmaler ist und gegen den Boden hin sich continuirlich, wenn auch nicht viel, verbreitert. Daraus ergiebt sich, dass nicht blos im gleichen Niveau mit dem Objecte, sondern auch aus höheren Schichten seitliche Stromfäden in die Seitenfläche des Gebildes eindringen.

Da die Eier und jungen Embryonen alle gerundete Gebilde sind, und ihr electrischer Aequator der Mitte nahe liegt, also diejenige Stelle einnimmt, an welcher die Stromfäden eines homogenen Feldes fast tangential zur Oberfläche des Gebildes verlaufen würden, hatte ich daran gedacht, dass dieser ungünstige Einfallswinkel vielleicht an der Entstehung des Aequators einen wesentlichen Antheil habe. Die Beobachtungen an platten Metallstücken, deren ganze obere Fläche, bei geeigneter Lage der Electroden, parallel zu den Stromfäden eines homogenen Feldes steht, gleichwohl aber grosse Polfelder bildete, zeigten, dass diese Ansicht für Metalle nicht zutrifft; was aber noch keinen Schluss auf die, Millionen mal schlechter und wenn überhaupt so nur wenig besser als der Electrolyt leitenden organischen Körper gestattet.

Versuche mit einem gebogenen Stanniolstreifen dagegen ergaben, dass in der Mitte eines der Länge nach, siehe z. B. Taf. X Fig. 24, durchströmten Metallstreifens ein rechtwinkeliger metal-

lischer Vorsprung von der Höhe der halben, in Richtung des Stromes gemessenen Breite des Aequators aa vorhanden sein kann, ohne dass dieser Vorsprung verändert wird; daraus scheint zu folgern, dass ihn keine Stromfäden treffen, obgleich die Stromfäden eines homogenen Feldes rechtwinkelig auf ihn einfallen würden. Da sich an dieser rechtwinkelig zur Stromrichtung stehenden Metallplatte auch bei längerer Durchströmung keine Jonen abscheiden, wie es sonst an einer in gleicher Weise, aber frei stehenden Platte geschieht, ist es ein Beweis, dass die Jonen nicht allenthalben in der interpolaren Strecke, sondern nur längs der Stromfäden wandern. Ist die am Aequator vorspringende Platte höher als hier, so bekommt sie jederseits ein eigenes Polfeld, aber nur in der Mitte ihrer beiden Flächen; die Seitentheile und Ränder bleiben als Aequator frei. Stanniol wurde immer in Glaubersalzlösung durchströmt.

[**154**] Eine ähnliche Reaction tritt auf, wenn ein rechtwinkelig gebogener Blechstreifen mit dem einen Schenkel rechtwinkelig zur Gesammt-Stromrichtung, mit dem andern also längs derselben orientirt ist (s. Taf. X Fig. 25). Alsdann werden je nach der relativen, aber auch von der Stromdichte abhängigen Länge beider Schenkel verschiedene Befunde erhalten. Der freie Endtheil des Längsschenkels wird wie gewöhnlich verändert. Ist der querstehende Schenkel etwa ein Drittel so lang als der andere, so erhält diejenige Fläche des queren Schenkels, welche gegen den in Richtung des Stromes stehenden Schenkel hin gewendet ist, kein Polfeld, die andere quergerichtete Fläche dagegen entwickelt, als einer Electrode nächst liegende Fläche ein kräftiges, ihre ganze Ausdehnung einnehmendes und auch noch auf die Aussenfläche des Längsschenkels eine Strecke weit sich fortsetzendes Polfeld.

Wird der Querschenkel niedriger, so greift sein Polfeld allmählich über die Ränder auf die Gegenseite über, aber mit nur schwacher Veränderung, und schliesslich entsteht auch auf der an letztere anschliessenden Fläche des Längsschenkels ein zugehöriges Polfeld, welches aber immer noch durch eine blanke Stelle an der hohlen Biegungsseite von dem Umgreifungsfelde getrennt ist. Wird der Querschenkel höher, so erhält er (siehe Fig. 25) auf der vorher freige-

bliebenen Seite ein centrales, die Ränder der Fläche frei lassendes Polfeld; bei weiterer relativer Zunahme des Querschenkels werden unter Wachsthum des centralen Polfeldes auch die Ränder der Fläche mit verändert; der Aequator bleibt aber immer auf dem längs des Stromes gestellten Schenkel, auch wenn dieser blos einen kleinen Bruchtheil der seitlichen Ausdehnung des Querschenkels bildet; nur setzt sich der Aequator bei sehr kleinem Längsschenkel auf den Seitenrand des queren Schenkels fort.

Bei einem geraden, in Stromrichtung und, wie in allen unseren Versuchen, wenn nicht anders erwähnt, mitten zwischen den Electroden liegenden, Stab findet sich beim Wechselstrom der Aequator in der Mitte der Länge des Stabes. Dies ändert sich, wenn ein Theil des Stabes rechtwinkelig abgeknickt wird; der neue Aequator liegt dann nahe der Mitte des jetzt noch in Richtung des Stromes gestellten Schenkels aber etwas, und zwar [**155**] auf der Aussenseite weniger als auf der Innenseite des Winkels, gegen den Querschenkel hin verschoben; siehe Fig. 25. Der Querschenkel, dessen Theile ja alle in fast denselben Niveauflächen liegen, hat also einen viel geringeren Einfluss auf die Lagerung des Aequators als der viele Niveauflächen durchsetzende Längsschenkel, obwohl ersterer von viel mehr Stromfäden getroffen wird.

Ein Uebergreifen des einer Electrode zugehörigen Polfeldes auf eine dieser Electrode abgewendete Fläche findet bei metallenen Intraelectrolyten auch schon unter einfacheren Verhältnissen statt, z. B. an einem Ring; da sieht man deutlich, dass die Polfelder anfangs blos auf den gegen die Electroden gewendeten Aussenflächen entstehen, dann allmählich um die Ränder des Ringes herum etwas auf die Innenseite übergreifen, und zwar natürlich in der Nähe der Aequatorgegend am geringsten, in der Nähe der Pole am weitesten. Es gehören also hier, in Folge ihrer Lagerung in der Nähe z. B. der rechten Electrode, zum rechten Polfeld Flächentheile, welche ihrer Richtung nach am directesten von der linken Electrode aus bestrahlt werden könnten.

Dies Uebergreifen eines Polfeldes auf eine Gegenseite der Hauptfläche, welches wir in geringerem Maasse schon an zwei leitend verbundenen Kugeln gesehen haben, lässt erkennen, dass bei den

Metallgebilden an dem für die Stromfelder eines homogenen Feldes im Schatten liegenden Theile der Oberfläche ein wirklicher Stromschatten, wie wir ihn an grobgefurchten Eiern und Embryonen kennen gelernt haben, nur rasch vorübergehend vorkommen kann. Wenn man z. B. einen platten Stern aus Metall durchströmt, so bekommt er nur zwei Polfelder; und die Polfeldbildung beginnt zwar auf den gegen die Electroden gewendeten Flächen der Zacken, so dass anfangs ein Schatten auf den den Polen zum Theil näheren, aber abgewendeten Seitenflächen der Strahlen liegt; während von den Polen entferntere, aber den Electroden zugewendete Flächen schon verändert sind. Die Veränderung greift aber rasch auch auf die im Bereiche der beiden Gesammtpolfelder des Gebildes liegenden, von der nächsten Electrode abgewendeten Flächen über; und zwar wird dies wieder rascher an den den Polen näheren als an den dem Aequator benachbarten Stellen sichtbar, an welchen wohl die Stromfäden relativ spärlicher sind. Die *in der Tiefe zwischen den Zacken* [**156**] *gelegenen Stellen dagegen bleiben, wie in der Tiefe der Furchen an Embryonen, lange Zeit unverändert*, jedenfalls in Folge des vorher schon erfolgenden Uebertrittes der Stromfäden in die seitlichen Wandungen der Furche. Dies ist somit ein Schatten durch Wegleitung der Stromfäden von anderen Theilen des Intraelectrolyten; aber die Wegleitung geschieht letzteren Falles bereits im Electrolyten.

Wird ein eben und blank geschliffener Kupferkreuzer in $^1/_5$—$^1/_{10}$ gesättigter Glaubersalzlösung mit dem Wechselstrom durchströmt, so entsteht manchmal mit den benetzbar werdenden, gelben oder grünen Polfeldern zugleich eine orangenfarbene Trübung zwischen beiden, also im Bereiche des breiten Aequators, welche nicht benetzbar ist und jederseits durch eine gleichfalls nicht benetzbare, *blank gebliebene Niveaulinie* vom Polfeld getrennt ist. Mit dem Wachsthum der Polfelder werden diese blanken Niveaulinien einander genähert, auf Kosten des mittleren, vorher trüben Aequatorfeldes.

Die Bildung unveränderter Niveaulinien ist also ein besonderer, sogar schon bestehende Veränderungen aufhebender Process.

Der Aequator einer 18,3 mm grossen Kupferscheibe war in der Mitte breiter als am Rande, obgleich die Flüssigkeit über der Münze 20 mm hoch stand, was zur Bildung paralleler Contouren in anderen Verhältnissen übergenug gewesen wäre. Dies hängt wohl mit dem guten Leitungsvermögen des Kupfers zusammen, zufolge dessen wohl auch der Aequator schon an sich sehr breit blieb. Die Polfelder hatten eine *besonders gefärbte*, aussen schwarze, innen orangefarbene *Grenzlinie gegen den Aequator*. Das Anlaufen des mittleren Theiles des Aequators, so wesentlich es für die Bekundung besonders sich verhaltender Niveaulinien ist, hängt nur von Nebenumständen ab; denn es bleibt manchmal bei scheinbar ganz derselben Versuchsanordnung aus. Ich erhielt es häufiger, wenn die Münze nicht eben erst frisch geputzt, sondern vor dem Durchströmen schon ein wenig angelaufen war.

Ebenso treten Verschiedenheiten hervor bei einer zweiten, rechtwinkelig zur ersten stattfindenden Durchströmung der runden Kupferplatte. Dabei erhält man z. B. zwei weitere grüne, an die vorherigen sich anschliessende Polfelder; und von den vier Ecken des übrigbleibenden quadratischen [**157**] Aequators gehen vier hellere Linien in diagonaler Richtung ab. Nach dem Abwischen zeigt sich an diesen Linien das Metall noch fast blank, was sich aus einem unten mitgetheilten Befunde bei rechtwinkelig zu einander erfolgenden Durchströmungen mit dem Gleichstrom erklärt, wo jedoch blos eine solche schiefe Niveaulinie gebildet wurde. Dass hier vier solche Linien entstehen, ergiebt sich dann wohl aus den vierfachen Stromrichtungen des gekreuzt angewandten Wechselstromes.

Nach weniger lang dauernder primärer Durchströmung als im eben erwähnten Falle wird bei der secundären, rechtwinkeligen Durchströmung der neue Aequator viel dunkler, orange; die *neuen Niveaulinien* sind einander parallel und *werden selbst im Bereiche des primären, orangefarbenen Aequators blank*, kupferfarbig unter Rückbildung des Orange; im Bereiche der gelben, primären Polfelder dagegen sind sie schwärzlich; und allmählich wird der äussere Rand hell, der innere schwarz, *als wenn die schwarze Substanz gegen den Aequator zu verschoben*

wäre, ähnlich also, wie es oft an dem Pigment in der Rinde des Froscheies der Fall war. Nach dem Abwischen sind auch diese Theile der Niveaulinien wieder heller als die Umgebung, ja fast blank; also hat auch hier eine Rückbildung der primären Veränderung, welche das Metall trüb machte, stattgefunden.

An den Niveaulinien findet also zweifellos eine besondere Einwirkung statt.

Die primären Polfelder sind auch im Bereiche des von den Niveaulinien umgrenzten secundären Aequators stark verändert worden, so dass dieser also gleichfalls wieder nicht als indifferente Zone aufzufassen ist.

Bei längerem Durchströmen von kupfernen Gebilden mit dem Wechselstrom in durch den Strom siedender 1% Kochsalzlösung wird die Grenzlinie des Polfeldes immer schärfer und dunkler; der Aequator bekommt einen schwärzlichen Hauch bis auf jederseits eine, seinen Rand bildende, allenthalben gleich breite helle Niveaulinie.

Wurde Kupferdraht in warmer verdünnter Schwefelsäure liegen gelassen, so dass das Kupfer schwarz anlief, so wurden beim Durchströmen die Polfelder zunächst heller, die dunkle [**158**] Färbung verstärkte sich am Aequator, danach wurden die Polfelder auch dunkel und waren durch eine helle Niveaulinie vom dunklen Aequator getrennt. Auch an Bleischeiben kann man bei gekreuzter Durchströmung Andeutungen von solchen Niveaulinien hervorbringen.

Sind zwei Metallplatten rechtwinkelig zur Stromrichtung aufgestellt und durch eine wenn auch nur minimale Schicht des Electrolyten getrennt, so bekommt jede Platte auf jeder ihrer beiden Flächen je ein Polfeld, welches je nach der Dicke der Platten auch auf die Seitenränder derselben übergreift und daselbst mit dem andern den Aequator begrenzt. Berühren sich jedoch die Platten leitend oder werden sie sonst leitend verbunden, so bekommen die einander zugewendeten Flächen, wie bei den sich berührenden Kugeln, kein Polfeld mehr; erst bei einem Abstand von mehr als der Breite der leitend verbundenen Platten entstehen auch an den einander

zugewendeten Flächen Polfelder, welche aber nur schmal und an den Rändern gelegen sind und wieder nur durch ein Uebergreifen der äusseren Polfelder um die Ränder herum nach innen zu bedingt sind.

Wird eine dreieckige Platte mit der Spitze gegen eine Electrode gewendet, so wird natürlich das spitze Polfeld länger als das stumpfe; aber der Unterschied ist nicht so gross als zwischen dem Schwanz- und Kopfpolfeld von Froschembryonen, welche der Länge nach durchströmt wurden.

Dass für die Ausdehnung der Polfelder und damit für Lagerung des Aequators ceteris paribus wesentlich die Grösse der Oberflächen, nicht die Grösse der von ihnen umgrenzten Massen in Betracht kommt, ist schon aus früher Mitgetheiltem ersichtlich. Um es noch besonders darzuthun, löthete ich an einen, 1,5 mm dicken Bleistreifen quer einen ebenso breiten, aber viermal so langen Stanniolstreifen von $^1/_{12}$ mm Dicke, dessen freies Ende ich in einer der Dicke des Bleies entsprechenden Höhe umbog, um eventuelle Spitzenwirkungen zu beseitigen. Obgleich nun die Masse der einen Seite an 20 Mal grösser war als die der anderen, lag der Aequator in Folge der beiderseits fast gleichen Gestaltung der Oberfläche fast in der Mitte des der Länge nach durchströmten Gebildes.

[**159**] An langen Stücken Metalldrahtes, also an Gebilden von sehr ungleichen Dimensionen, traten einige Verhältnisse besonders deutlich hervor. Der Aequator in Richtung des Stromes stehender Drähte erweist sich ceteris paribus an längeren Gebilden zwar grösser, aber verhältnissmässig viel kleiner als an kürzeren. So ergaben sich z. B. bei einem Electrodenabstand von 114 mm an einem Bleidraht von 1,8 mm Dicke bei gleich dauernder Durchströmung in demselben Gefässe für den Aequator folgende Maasse:

Länge des Drahtes	Breite des Aequators absolut	Breite des Aequators in Procenten der Länge des Drahtes
35,0 mm	3,6 mm	10 %
8,0 „	3,0 „	37 %
1,8 „	1,7 „	94 %

An diesem Ergebniss ist das Verhältniss der Breite des Gebildes zur durchflossenen Länge desselben nicht erheblich betheiligt; denn eine quer zur Fläche durchströmte runde Scheibe von 8,5 mm Radius, 1,8 mm Dicke (respective durchflossener Länge) ergab einen Aequator von gleicher Breite als der letzt erwähnte Draht von blos 0,9 mm Radius und 1,8 mm durchflossener Länge.

Nimmt die durchflossene Länge noch weiter ab, so dehnt sich der Aequator von den Seitenkanten noch auf die querstehenden Hauptflächen des Intraelectrolyten aus; es bekommt z. B. ein Stanniolblättchen von $^1/_{12}$ mm Dicke, welches quer zur Fläche durchströmt wird, bei geeigneter Stromdichte auf jeder Fläche ein grosses, centrales Polfeld, welches von einem schmalen Aequator von etwa 0,1—0,2 mm umsäumt ist. Dieser Aequatorsaum ist bei gleicher Stromdichte an einer quadratischen Platte von 25 mm Kantenlänge nur wenig breiter als bei einem Quadrate von 0,6 mm Kantenlänge. Ist dagegen die Stromdichte sehr gering, so entsteht kein Aequator mehr am Rande der beiden Flächen. Der Aequator wird also hier bei geringerer Stromdichte (aber längerer Durchströmung) kleiner als bei grösserer Stromdichte und kürzerer Durchströmungsdauer.

[**160**] Von gleich langen, aber ungleich dicken, quer abgeschnittenen Drahtstücken, welche in axialer Richtung durchströmt werden, erhält ceteris paribus das dickere Stück, wie immer in Richtung des Stromes gemessen, einen breiteren Aequator; während bei Querdurchströmung, gleich wie an den Kugeln, die dickeren Stücke in gleichen Zeiten einen relativ, oft sogar absolut kleineren Aequator erhalten.

Liegt der axial durchströmte Draht in der Mitte zwischen beiden Electroden, so sind ceteris paribus beide Polfelder gleich gross. Ist der Draht dagegen einer Electrode näher, so wird das Polfeld dieser Seite kleiner; doch treten die Unterschiede ähnlich wie bei Kugeln erst bei grosser Nähe des einen Endes gegen die Electrode, also erst bei grosser Ungleichheit des beiderseitigen Abstandes von den Electroden hervor, was sich wohl leicht aus der divergirenden Richtung der Stromfäden in der Nähe der kleinen Electrode bei rundem Felde ableitet.

An den länglichen Gallenblasen der Kaninchen haben wir im Gegensatz zu den runden Gallenblasen des Frosches bei Durchströmung ersterer in schiefer Richtung gesehen, dass der Aequator schief zu den Niveauflächen des umgebenden homogenen electrischen Feldes orientirt war. Um dies Verhalten auch am Metall zu prüfen, wurde ein blanker cylinderischer Kupferdraht von 31 mm Länge und 1,5 mm Dicke in einer runden Glasschale von 46 mm Durchmesser in Wasserleitungswasser durchströmt. Er lag 2 mm hoch vom Boden des Gefässes auf zwei lockeren Fliesspapierröllchen und war in einer Höhe von 6—7 mm vom Wasser überdeckt. Der Mittelpunct seiner Länge kam bei den verschiedenen Durchströmungen immer in den Mittelpunct der mittleren geraden Verbindungslinie beider, einen Abstand von 40 mm besitzenden Electroden zu liegen, und nur der Winkel des Drahtes mit dieser Mittellinie, damit aber auch der Abstand der Drahtenden von den Electroden, wurden verändert; der Draht wurde nach jedem Versuche blank geputzt. Die Durchströmungszeit betrug je 15 Minuten. [**161**]

I.	II.	III.	IV.	V.
Winkel des Drahtes mit der mittleren Verbindungslinie der Electroden	Winkel des Aequators mit der Längsrichtung des Drahtes	Winkel des Aequators mit der mittleren Niveaulinie des electrischen Feldes	Breite des Aequators, in Richtung des Drahtes gemessen	Breite des Aequators, rechtwinkelig zu seinen Grenzlinien gemessen
0°	90°	0°	2,0 mm	2,0 mm
4,5	38	47	2,0	2,0?
9	26	55	3,0—3,5	2,0?
18	19	53	3,3—4,0	1,1
36	12	42	3,5—5,0	0,8
54	5	31	4,5—8,0	0,8
72	2	16	23	0,7
81	1	8	30	0,7
90	0	0	31	0,7

Die Messungen leiden wegen unscharfer Grenzen der Polfelder und nicht vollkommen runder Gestalt des Kupferdrahtes an Ungenauigkeiten; ausserdem ist der Aequator bei den mittleren Schiefstellungen etwas gebogen, so dass er in der Mitte einen grösseren,

in Columne II angegebenen, Winkel mit der Längsrichtung des Drahtes bildet, als an den Enden; auch ist der Aequator an den Enden, in Richtung des Drahtes gemessen, breiter als in der Mitte, was in Columne IV zum Ausdruck kommt. Die Columne III zeigt daher blos annähernd die *Abweichungen des Aequators von den Niveaucurven eines „homogenen" Feldes an;* aber es fällt auf, dass diese Abweichungen schon bei 9—18^0 Schiefstellung des Drahtes ihr Maximum erreichen, was bei den im Verhältniss zu ihrer Dicke weniger langen und am verschlossenen Ende verdickten Gallenblasen der Kaninchen nicht hervortrat.

Ein Kugelschalenabschnitt *aus Stanniolblech bildet* bei axialer Durchströmung *auf der convexen Seite ein centrales, grosses und ein schmales marginales Polfeld, welche beide den Aequator zwischen sich fassen.* Ist der Abschnitt klein, also flach, so ist die concave Fläche von einem in der Mitte schwächeren Polfeld eingenommen; ist er tief, so beschränkt sich wieder wie [**162**] bei tiefen Furchen das Polfeld auf den Randtheil. Also die metallene Kugelschale verhält sich im Principiellen ebenso, wie wir es an dem abgeschnittenen Vorderhirn des Hühnerembryo sahen. Wesentlich dasselbe gilt natürlich auch für entsprechende Abschnitte anderer Rotationskörper-Schalen, deren Erzeugungslinie gegen die Axe concav ist.

Steht ein Ende oder beide Enden eines Drahtes oder Bandes aus dem Electrolyten heraus, so erfolgt die Reaction des intraelectrolytären Theiles so, als wenn die äusseren Theile nicht vorhanden wären, wie wir ein Gleiches auch schon an der nicht vollkommen eingetauchten Kugel gesehen haben.

Anders ist dagegen das Verhalten, wenn die Enden des Metallstückes innerhalb der Electrolyten stehen, die leitende Verbindung derselben aber zum Theil ausserhalb des Electrolyten sich befindet. Unter diesen Umständen hängt die Abweichung der Reaction von derjenigen eines vollkommen eingetauchten Gebildes gleicher Gestalt wesentlich von der Stellung des Intraelectrolyten zu den Stromfäden, resp. Niveauflächen ab.

Steht der ganze intraelectrolybare Theil des Gebildes in Rich-

tung einer Niveaufläche, ist es z. B. ein in einer Ebene gebogener Draht, welcher mit seinen eingetauchten Endtheilen mitten zwischen beiden Electroden rechtwinkelig zur Verbindungslinie orientirt ist, so findet eine principielle Abweichung von dem Verhalten bei entsprechender vollkommener Eintauchung nicht statt. Die Reaction erfolgt, als wenn lauter einzelne neben einander liegende Stücke vorhanden wären, da innerhalb einer Niveaufläche keine Wirkung vor sich geht; und es ist daher vollkommen nebensächlich, ob alle oder nicht alle Theile eines Drahtes eingetaucht sind, nur dass sich selbstverständlich die Wirkung auf die eingetauchten Theile beschränkt.

Von den anderen Stellungen sei blos die einfachste in ihrem Verhalten geschildert. Steht das Gebilde mit seinem intraelectrolytären Theil in Richtung des Stromes und hat z. B. zwei gleich lange in gleichem Abstande gegen die Electroden gerichtete wagrechte eingetauchte Schenkel, während das verbindende Mittelstück so gebogen ist, dass es aus dem Electrolyten heraus ragt, so sind die Polfelder der Schenkel gleich gross; der Ort des Aequators hängt dabei von [**163**] der Stromdichte ab. Ist die Stromdichte eine grosse, so werden die ganzen intraelectrolytären Theile polarisirt, und der Aequator ist dann wohl als extraelectrolytär liegend zu denken. Ist die Stromdichte gering, so reichen die Polfelder nicht so weit; und es ist auf jeder Hälfte noch ein gegen den extraelectrolytären Theil zu gelegener Aequator vorhanden. Ist kein Aequator innerhalb der Flüssigkeit vorhanden, so kann man schon ein erhebliches Stück, z. B. $^1/_3$ der Länge des einen wagrechten Schenkels und darüber abschneiden, ehe bei denselben übrigen Versuchsanordnungen der Aequator auf der anderen Seite aus dem extraelectrolytären Theil des Drahtes in die Flüssigkeit herabrückt. Schneidet man noch mehr auf der früheren Seite ab, so entsteht zwischen dem Aequator und dem extraelectrolytären Theil noch ein Polfeld, welches dann also zu dem Polfeld des verkürzten Schenkels jenseits der electrolytären Verbindung gehört.

Taucht der verkürzte Schenkel nur noch mit der Spitze in die Flüssigkeit, und steht diese Spitze in derselben Niveaufläche als das Austrittsende des anderen Schenkels, so bewirkt das Eintauchen natürlich

keine Veränderung der Lage des Aequators am wagrechten Schenkel; steht jedoch die Spitze der anderen Electrode näher, so findet eine Verschiebung des Aequators nach dieser Seite hin statt. Sind die senkrecht verlaufenden eingetauchten Theile des Drahtes von erheblicher Länge im Verhältniss zum wagrechten Schenkel, so kommen die oben für rechtwinkelige Intraelectrolyten angegebenen Regeln mit zur Geltung. Doch sind die Schattenwirkungen selbst bei grosser Nähe der Enden breiter Metallstreifen alsdann viel geringer als bei intraelectrolytärer Verbindung, und die Intensität der Veränderungen weist manche Abweichung auf, besonders wenn beide Enden, von ihrem Verbindungstheil aus gerechnet, nach derselben Seite, also gegen ein und dieselbe Electrode gewendet sind.

Stehen beide ungleich langen Enden nur senkrecht in der Flüssigkeit, aber in Richtung des Stromes hintereinander, so bekommt das kurze Ende ringsum ein kräftiges Polfeld, das lange ein kräftiges auf der Seite der nächsten Electrode und ein schwaches, nach oben allmählich abnehmendes auf der Gegenseite, doch reicht letzteres nur bis zur Höhe des anderen Drahtendes, sofern dieses in nicht zu grosser Entfernung sich findet.

[**164**] Werden die beiden Enden des Drahtes in getrennte Schalen getaucht, in welcher jeder eine Electrode sich findet, so werden die Drahtenden natürlich in ihrer ganzen intraelectrolytären Ausdehnung verändert; ein Aequator entsteht an keinem derselben, auch wenn das eine Ende sehr lang in Richtung des Stromes verläuft, während das andere Ende nur eben eintaucht. Taucht dagegen ein breites Metallband, z. B. von Stanniol, in die beiden mit Glaubersalzlösung gefüllten Schalen, und sind die wagrechten, gegen die Electroden gewendeten Enden rechtwinkelig abgeknickt gegen den aufsteigenden Verbindungstheil, so entsteht in der Winkelöffnung an der Knickungslinie und deren wagrechter und senkrechter Umgebung ein grosses frei bleibendes, von veränderten Flächen umgrenztes Feld, welches leicht für einen Aequator gehalten werden kann. Dass diese Auffassung nicht richtig ist, zeigt eine Verschmälerung des Streifens, wobei sich das Feld von den Rändern her verkleinert und schliesslich verschwindet; es ist also blos durch Vorweg-

nahme der Stromfäden durch die Ränder des freien Feldes und deren Umgebung bedingt gewesen, wie bei einer Furche; während ein Aequator durch eine in Richtung der Niveaufläche erfolgte Verschmälerung bei derselben Anordnung in Richtung des Stromes nie verschwindet; wie wir ja auch beim rechtwinkeligen Intraelectrolyten die frei bleibende Seite der Transversalplatte wohl nicht zum Aequator rechnen durften.

Wenn man einen über halb so breiten als weiten Ring aus Stanniol mit einer Seitenkante auf den Boden des Glases legt und in ihn hinein ein nicht über $^2/_3$ der Breite des Ringes hohes Stanniolbänkchen setzt, so bleibt letzteres beim Durchströmen des Electrolyten unverändert. Es ist also durch den äusseren Ring vollkommen beschattet. Der Ring erhält in dem aus einer Lösung von schwefelsaurem Natron bestehenden Electrolyten jederseits aussen ein stark verändertes Polfeld, welches, wie früher mitgetheilt, über die obere, von Flüssigkeit etwas überragte Kante des Ringes ein wenig auf die Innenseite übergreift. Dieselben Polfelder entstehen, wenn der Ring an irgend einer Stelle aufgeschnitten ist, aber noch 360° umschliesst. Wird der Ring nochmals durchschnitten und damit die metallische [**165**] Leitungseinheit zerstört, so bildet natürlich jedes Stück seine besonderen Polfelder und seinen eigenen Aequator.

Wirkung des **Gleichstromes** auf feste metallische Intraelectrolyten.

Da wir auch Versuche mit dem Gleichstrom an anorganischen Gebilden mitgetheilt haben, und da es zum Verständniss der im Wechselstrom beobachteten Erscheinungen nöthig ist, seien noch einige Versuche mit dem galvanischen Strom an metallischen festen Intraelectrolyten mitgetheilt.

Zur Uebereinstimmung mit den früher bei den organischen Gebilden angewandten Bezeichnungen soll auch hier als positives oder *anodisches Polfeld* wieder rein „topographisch“ das gegen die positive Electrode (Anode) gewendete Polfeld bezeichnet werden, obgleich es kathodischer Natur ist,

da hier der sogenannte positive Strom aus dem Electrolyten austritt und sich an ihm daher die Cationen abscheiden.

Es interessiren uns hier weniger die qualitativen Eigenschaften der Veränderungen des Intraelectrolyten, welche natürlich dieselben sind als die an Electroden aus der gleichen Substanz in den gleichen Flüssigkeiten vor sich gehenden Veränderungen, deren Farbe auch mit der Dauer und Dichte des Stromes häufig wechseln; sondern wir beschäftigen uns wesentlich nur mit der Localisation dieser Veränderungen, und zwar blos an einfacher gestalteten Gebilden, nachdem wir mit dem Wechselstrom bereits den Einfluss der Gestalt in einer für unsere Zwecke genügenden Weise ermittelt haben. Diese Localisation ist, wie schon von Roiti und von Tribe angegeben und oben mitgetheilt worden ist, für verschiedene Metalle und Electrolyten zum Theil verschieden, so dass diese immer mit namhaft gemacht werden müssen.

Eine runde Bleischeibe, in 10—20procentiger Salzsäure durchströmt, bildet beim Durchströmen zunächst ein auf drei Viertel des Durchmessers der Scheibe und darüber sich ausdehnendes, geradlinig, scharf begrenztes, schwarzes negatives und ein erst später auftretendes, mit Bläschen besetztes positives Polfeld, mit dessen Auftreten und Wachsthum das negative Feld durch Aufhellung vom Aequator aus unter Verschiebung des letzteren verkleinert wird. Dieses positive Polfeld wird erst allmählich schwarz und ist, wie auch in Kochsalzlösung, nicht scharf gegen den relativ breiten Aequator begrenzt, sondern [**166**] läuft mit abnehmender Intensität seiner Veränderungen gegen ihn aus.

Bei seitlicher Verschiebung der Anode verschiebt sich entsprechend das positive Polfeld und der Aequator wieder unter metallischer Aufhellung des früheren negativen Polfeldes im Bereiche des neuen Aequators, *ein Beweis, dass der Aequator keineswegs eine neutrale Zone darstellt.* Die durch längeren Gebrauch zu diesen Versuchen entstehende Verunreinigung der Säure wirkt alterirend auf die Polfeldbildung ein. Zuletzt veranlasst solche Säure selbst am frisch polirten Blei schon für sich momentan ein Schwarzwerden. Bei der Durchströmung wird

diese Schwärzung auf der positiven Seite und im Bereiche des Aequators, vom positiven Pol ausgehend, sogleich zurückgetrieben, so dass die Fläche blos noch mattgrau ist; dasselbe entsteht auch an jeder Stelle, über welche man die positive Electrode hält.

Eine Bleischeibe bekommt, in halbprocentiger Kochsalzlösung durchströmt, zuerst ein schwarzes negatives Polfeld, welches allmählich vom Pole sich ausbreitet. Aber *ihm voraus läuft* bei diesem Fortschreiten, dem Grenzcontour des schwarzen Polfeldes parallel, *eine braune* gegen den Aequator scharf, gegen den hellen schmalen Zwischenraum zwischen ihr und dem schwarzen Theil des Polfeldes unscharf begrenzte *Linie*. Der Abstand des Aequatorrandes dieser Linie vom negativen Polfeld bleibt anscheinend constant, während die braune Veränderung selbst sich allmählich rückwärts gegen das schwarze Polfeld ausdehnt. Dies negative Polfeld kann die Mitte der Scheibe überschreiten.

Erst eine erhebliche Zeit nach dem Auftreten des negativen Polfeldes beginnt die Sichtbarwerdung des viel kleineren, weniger trüben, nicht scharf gegen den Aequator begrenzten, sondern allmählich gegen ihn auslaufenden positiven Polfeldes.

In vierprocentiger Kochsalzlösung wird das negative Polfeld viel grösser. Bei seitlicher Verschiebung der Anode erhält das negative Polfeld einen S-förmigen Grenzcontour gegen den Aequator.

Noch mit ihrer Oxydrinde versehene Bleikugeln, in Kochsalzlösung durchströmt, verhalten sich, wie beim Wechsel-[**167**] strom, wieder unter sich sehr verschieden; während die eine ein grosses, nur mit Bläschen bedecktes negatives und ein kleines, mit grösseren Bläschen versehenes positives Polfeld bildet, entsteht an einer anderen ein gelbes kleines negatives und ein grosses positives mit Bläschen bedecktes Polfeld.

Blanke Schrotkugeln bilden rasch ein grosses gelbes negatives Polfeld und ein positives Bläschenfeld.

Stanniol, in Kochsalzlösung durchströmt, wird wenig verändert; dagegen entsteht in Salzsäure ein mehr als die Hälfte einnehmendes, geradlinig scharf begrenztes negatives, ein viel

kleineres, wieder allmählich gegen den Aequator auslaufendes, positives Polfeld.

Eine mit Apotheker-Goldblatt überzogene Wachskugel bildet in 15procentiger Salzsäure, wie in halbprocentiger Kochsalzlösung nur ein ganz kleines schwärzliches negatives Polfeld ohne scharfe Grenze und ein entsprechendes positives Bläschenfeld.

Kupfer eignet sich durch schärfere, ja grelle Begrenzung des Polfeldes gegen den Aequator und grössere Mannigfaltigkeit des Verhaltens besser für unsere Zwecke als Blei, welches in manchen Flüssigkeiten nur allmählich gegen den Aequator auslaufende Polfeldveränderungen bildete. Daher wurden mit dem Kupfer mehr Versuche angestellt.

Ein abgeschliffener Kupferkreuzer in Glaubersalzlösung durchströmt, bekommt blos ein negatives, minimales, gerade begrenztes, grünlich-gelbes Polfeld, trotz grösster Näherung der Electroden bei vier Bunsen'schen Elementen; ein Zeichen für den grossen Einfluss der Natur des Electrolyten auf die Grösse des Polfeldes. In Kochsalzlösung wird gleichfalls nur ein kleines negatives Polfeld gebildet, welches aber immerhin grösser ist, als in der Glaubersalzlösung.

In Salzsäure entsteht an der Kupfermünze wieder ein sichtbares, positives Polfeld, welches erheblich kleiner ist als das bis fast zur Mitte oder noch darüber hinaus sich ausdehnende graubraune negative; dies positive Polfeld besteht aus zwei ganz verschiedenen Theilen: einem polar gelegenen, gerade abgegrenzten schwarzblauen und darauf aus einem eventuell ebenso breiten, blos durch einen andersfarbigen Metallschimmer [**168**] ausgezeichneten, äquatorwärts durch eine orange-kupferige Linie begrenzten Theil. Auch im negativen Polfeld kommen wieder mehrere geradlinig begrenzte, grell gegen einander abstechende, in sich selber aber fast gleichartige Zonen von Veränderungen vor, so dass nicht wohl eine nur allmähliche Abnahme der Intensität der Veränderung vom Pole gegen den Aequator angenommen werden kann.

Wenn die Kupfermünze nicht, wie gewöhnlich, in der Mitte zwischen beiden Electroden, sondern näher der Kathode sich befindet, so wird in Salzsäure das sogenannte positive Polfeld mit seinen beiden Abschnitten grösser; bei Näherung gegen die positive Electrode wird das negative Polfeld grösser als bei Mittelstellung. Verunreinigung der Salzsäure mit Kupfervitriol alterirt sofort die relative Grösse beider Polfelder zu einander.

Wenn eine Kupfermünze in Kupfervitriol durchströmt und danach mit Putzpulver wieder blank geputzt worden ist, so wird bei Durchströmung in Salzsäure dies frühere, durch den metallischen Kupferniederschlag gebildete Polfeld wieder sichtbar und die Grenzlinie des früheren Aequators kann im Bereiche des neuen positiven Polfeldes unverändert bleiben.

Wird ein glatt geschliffener Kupferkreuzer, mitten zwischen beiden Electroden liegend, in Kupfervitriollösung durchströmt, so entsteht ein schwarzes, anfangs halbmondförmiges negatives Polfeld, welches schmaler ist als das stets durch eine gerade Linie begrenzte, mit metallischem Kupfer beschlagene positive Polfeld. Bei sehr langer Durchströmung aber (z. B. 10 Minuten) wird das negative Polfeld allmählich grösser, sogar etwas grösser als das positive.

Auf dem positiven Polfeld der glatt und eben abgeschliffenen Kupfermünzen schlägt sich das Kupfer zuerst an den Randstellen der früher erhabenen Theile der weggeschliffenen Prägung nieder; auf dem negativen Polfeld haftet nach dem Wegwischen des Oxydes letzteres fester an den früher erhaben gebliebenen (also weniger dichten) Stellen, so dass *auf beiden Polfeldern die vollkommen abgeschliffene Schrift und sonstige früher vorhanden gewesene Prägung wieder sichtbar wird*[1]).

Liegt die Kupfermünze neben der negativen Electrode, so wird der Aequator gegen sie hin concav, bei genügend langem [**169**] Durchströmen zugleich parallel contourirt, und beide Polfelder sind

[1]) Sollte dieses so entdeckte, interessante Verhalten nicht technische oder gelegentlich gerichtliche Verwendung finden können?

zuletzt in der Mitte gleich breit; neben der positiven Electrode wird der Aequator gegen diese concav; beides auch (N.B. in den zu allen Versuchen verwendeten, runden Glasschalen), wenn die Electroden eben und breiter sind als die Kupfermünze.

Bei fortgesetztem Durchströmen läuft manchmal der Aequator im Ganzen trüb an, ohne sich vorher noch verschmälert zu haben, oder bekommt grosse unregelmässige Flecken, was beides wohl nur durch Ausbreitung der auf dem sogenannten kathodischen Polfeld des metallischen Intraelectrolyten gebildeten Anionen bedingt ist.

Ueber den zeitlichen Gang der Verschmälerung des Aequators giebt folgende Tabelle Auskunft. Sie wurde durch Versuche an einem auf einer Fläche ebengeschliffenem Kupferkreuzer von 19 mm Durchmesser, bei mittlerer Stellung zwischen den platten Electroden von 32 mm Abstand, in einer runden Schale von 40 mm Durchmesser bei einer Stromstärke von anfangs etwa 0,3 Ampères und einer Höhe der Flüssigkeit von 14 mm gewonnen.

Dauer der Durchströmung	Breite des Aequators
30″	2,0 mm
1′	1,7
2′	1,3
3′	1,0
4′	0,8
6′	0,3
8′	0,2
10′	0,15
12′	0,13

Die letzten Messungen sind bei den natürlich nicht ganz scharfen Grenzlinien blos Schätzungen; und die Erwärmung der Flüssigkeit hatte die anfängliche Stromstärke erheblich erhöht. Der Aequator ist noch zuletzt vollkommen blank; die Polfelder dagegen sind unmittelbar neben ihm gleich intensiv ver- [**170**] ändert. Das positive Polfeld war schliesslich in der Mitte 8,8 mm, das negative 10 mm breit. Während zuerst das positive Polfeld rascher wuchs, änderte

sich das Verhältniss zuletzt in umgekehrtem Sinne. Uebrigens ist auch *die Beschaffenheit der Metalloberfläche von erheblichem Einflusse auf die absolute und relative Grösse beider Polfelder, wie auch Froscheier vom selben Frosch entsprechend verschieden reagirten.* Im Bereiche des negativen Polfeldes löst sich die in der Umgebung des Poles gebildete Masse in zusammenhängenden breiten Stücken ab, und beim Abspülen sieht man, dass der bezügliche Bezirk sich mit einer geraden Linie begrenzt. Auch sonst treten beim Abspülen oder Abwischen wieder, durch gerade oder gebogene Linien scharf begrenzte Zonen verschiedenen Verhaltens im negativen Polfeld auf, wie auch schon vorher solche sichtbar sind. Im Bereiche des positiven, metallischen Polfeldes ist dies gleichfalls, aber in minderem Maasse der Fall.

Wurde auf eine Kupfermünze mit Siccativ ein Netzwerk gezeichnet, so reagirte beim Durchströmen in Kupfervitriollösung natürlich nicht jedes begrenzte und vom andern oberflächlich isolirte Feld für sich; sondern, da sie unter diesem Netz homogen verbunden sind, so reagirt das Ganze wie gewöhnlich, nur fehlt an den mit Harz bedeckten Stellen die Veränderung; nach dem Reinigen springen daher auf der negativen Seite die Netzlinien, auf der positiven die umschlossenen Felder vor; im Bereiche des Aequators ist von der früheren Netzzeichnung nichts mehr zu sehen.

Durchströmt man die bereits ein Mal in Kupfervitriollösung durchströmte Kupfermünze nochmals, aber rechtwinkelig zur früheren Richtung, siehe Taf. IX, Fig. 22b, so bleibt die dem früheren positiven Polfeld anliegende Zone a des primären Aequators auf der Seite, wo sie durch die Drehung in den Bereich des neuen negativen Feldes gelangt ist, unverändert, wird nicht schwarz; doch dehnte sie sich bei meinen Versuchen vom neuen Aequator nur ein Stück aus, ohne den Rand der Münze zu erreichen. Dies Verhalten erinnert wieder an die *unveränderten Niveaulinien der Messingkugeln und der Froschgallenblase* bei der zweiten, in anderer Richtung erfolgenden Durchströmung mit dem Wechselstrom. Bei länger fortgesetzter Durchströmung ändert jedoch die [**171**] blanke Linie hier

ihre Richtung (s. Fig. 22c), von derselben Ecke des Aequators ausgehend, lenkt sie sich allmählich gegen 45° ab und bildet die Grenze zweier verschiedener Theile des secundären negativen Polfeldes, nämlich eines grossen Abschnittes, bestehend aus den im Bereiche des secundären negativen Polfeldes gelegenen Antheilen des primären negativen Polfeldes, ferner des primären Aequators, sowie des an letzteren Theil anstossenden Stückes des primären positiven Polfeldes, innerhalb welches Theiles die frühere Veränderung vom primären Aequator aus, eben unter Verschiebung der sichtbar gewordenen Niveaulinie a, vollkommen rückgängig gemacht worden ist und die gewöhnliche Oxydbildung stattgefunden hat.

Beim Abwischen verliert dies aus drei ursprünglich verschiedenen Theilen gebildete Stück des secundären negativen Polfeldes seine schwarze Bedeckung. Das übrige Stück des secundären negativen Polfeldes, der Zwickel, dagegen ist nicht schwarz, sondern blos braunroth geworden; an ihm findet sich das Oxyd an früherem Kupferniederschlag. Es finden noch manche andere Besonderheiten bei in verschiedenen Richtungen aufeinanderfolgenden Durchströmungen statt, welche Zeichen erst allmählicher Umarbeitungen aus den früheren Polfeldern in die der neuen Richtung entsprechenden sind; doch würde ihre Mittheilung über unser jetziges Ziel hinausgehen. Dieselben sind ausgeprägter, wenn die primäre Durchströmung längere Zeit gedauert, also kräftigere Veränderungen hervorgebracht hat. Die blank bleibende Linie a entsteht dadurch, dass der zwischen dem primären positiven Polfeld und dem neuen, auf dem primären Aequator sich anlegenden negativen Polfeld liegende Theil weniger verändert wird als der übrige Theil des Aequators; aber wir sind nicht in der Lage zu unterscheiden, ob dieser Theil in Folge dieser einem Aequator entsprechenden Lagerung sich so verhält, oder ob er schon von der ersten Durchströmung her an sich weniger veränderlich ist, denn auch für letztes haben wir in unseren Experimenten Analogien gefunden. Da diese blanke Stelle aber wandert, und zwar auf das früher positive Polfeld hin, also unter Rückbildung des positiven Niederschlages, so bezeichnet es, dass vom primären Aequator aus unter Einwirkung des sogenannten Stromaustrittes eine solche Rück-

bildung sich [**172**] ausbreitet, der dann die typische Oxydbildung nachfolgt und dass zwischen beiden Gebieten eine gewisse Strecke frei bleibt, an welcher also die Bedingungen zur Oxydation fehlen wie bei einem Aequator, und wohl auch aus demselben Grunde, da hier wieder positives und negatives Polfeld einander gegenüberstehen, so dass also die erstere obenerwähnte Möglichkeit hier wegfällt, während zugleich im ganzen jetzt negativ gelagerten Theil des ursprünglich positiven Polfeldes auch schon Veränderungen vom Charakter eines negativen Polfeldes vor sich gehen.

Wenn Kupferdraht in 1 %iger Kochsalzlösung mit einem intermittirenden Gleichstrom so lange durchströmt wird, dass die Flüssigkeit siedet, läuft, entsprechend dem schon für den Wechselstrom mitgetheilten Verhalten, der Aequator trüb an, mit Ausnahme seiner beiden Randlinien, welche also wieder besonders beschaffene, *weniger veränderlicher Niveaulinien* darstellen.

Aehnliches geschieht auch ohne Sieden, und zwar viel deutlicher, wenn der Salzlösung eine Spur Salzsäure zugesetzt war. Dann erhält man *mitten im Aequator zwei dunkle Linien,* die durch eine hellere getrennt sind.

Für die Ableitung der im Wechselstrom beobachteten Erscheinungen aus denen des Gleichtroms sind zunächst zwei Fälle zu unterscheiden: Erstens die Fälle, in denen beim Gleichstrom, in Folge der specifischen Natur oder in Folge geringer Stromstärke, kein Polfeld die Mitte überschreitet; dann können sich die Wirkungen beider entgegengesetzt gerichteten Ströme innerhalb des gemeinsamen Feldes jeder Seite aufeinandersetzen. Da schon beim Gleichstrom die Polfelder verschiedene Zonen hatten, so werden diese Verhältnisse ziemlich complicirt sein, und wir sehen davon ab, sie im Einzelnen zu verfolgen, zumal da an unseren lebenden Objecten keine entsprechenden zonalen Erscheinungen aufgetreten sind. Uns interessirt daher allein noch die Localisation des Aequators und die Erscheinungen an den Niveaulinien. Da beide Polfelder im Gleichstrom gewöhnlich ungleich gross sind, der Aequator also nicht in der Mitte liegt, so giebt es bei entsprechendem Wechselstrom einen mittleren Aequatorabschnitt, der für beide Stromrichtungen reiner Aequator

ist, also auch im Wechselstrom unverändert bleiben wird, und daneben einen Saum, der je nach der Stromrichtung bald Aequator, bald Rand des grösseren Polfeldes ist. In diesem Bereiche ist natürlich eine andere Wirkung zu erwarten.

[**173**] Ueberschreitet zweitens ein Polfeld im Gleichstrom die Mittellinie, so müsste bei entsprechendem Wechselstrom eine mittlere Zone entstehen, in der bei jeder von beiden Stromrichtungen dies Polfeld vorhanden ist, wo die Veränderungen sich also steigern, so dass in der Mitte somit kein Aequator wäre. Daneben käme dann wieder jederseits eine Zone, wo abwechselnd der Aequator und das grössere Polfeld sich finden, so dass hier eine Stelle geringerer Veränderungen vorhanden wäre. Darauf folgt nach aussen ein dritter Abschnitt von der Grösse des kleineren Polfeldes im Gleichstrom, wo immer Polfeldveränderung stattfindet, abwechselnd positive oder negative; dass sich diese aufeinandergesetzten positiven und negativen Veränderungen nicht aufheben, haben wir gesehen, da wir kräftige, mit der Durchströmungsdauer sich steigernde Veränderungen an dieser Stelle erhalten haben. Es muss fraglich erscheinen und bleiben, ob auf diese Weise diejenigen Fälle zu erklären sind, in denen wir einen veränderten Aequator von zwei Zonen geringerer Veränderung eingefasst erhielten, da ich keine Versuche gemacht habe, um die Richtigkeit dieser Ableitungen zu prüfen.

Wirkung des electrischen Stromes auf metallische Intraelectrolyten von der *Gestalt der untersuchten organischen Körper.*

Weiterhin prüfte ich noch an Metallmodellen direct das Verhalten der Formen einiger früher durchströmter, complicirter gestalteter organischer Gebilde.

Bezüglich der *Morula* wurde eine aus einer Birn geschnittene oder aus Wachs gebildete und mit 10 halbkreisförmig vorspringenden, einander fast berührenden Vorwölbungen versehene Scheibe mit sogenanntem Silberblatt überzogen und durchströmt; diese reagirte, wie schon aus dem früher Mitgetheilten sich ergiebt, als Ganzes mit Bildung zweier Pol-

felder und eines Aequators, nicht aber jeder Buckel für sich. Nur wurden wieder wie bei dem Stern aus Blei zuerst die direct bestrahlten, später erst die der nächstgelegenen Electrode abgewendeten, Theile der Buckel verändert; und erst bei längerer Durchströmung findet auch eine Veränderung in der Tiefe der Furchen [**174**] zwischen den im Bereiche der Polfelder gelagerten Buckeln statt, zuletzt an den mehr seitlich dem Aequator nahen, also schwächer bestrahlten und zugleich mehr in Schattenrichtung liegenden Furchen.

Diese Reaction als Ganzes entspricht also der Reaction der durch Carbolsäure geschwächten Morula.

Beklebt man blos die gewölbte Seite jedes Buckels mit einem besonderen Stückchen Silberblatt, welches das der Nachbarschaft nicht berührt, so erhält natürlich beim Durchströmen jede Vorwölbung auf dieser Aussenfläche zwei durch einen Aequator getrennte Polfelder. Dies entspricht nicht dem Verhalten der lebenskräftigen Morula, deren Zellen, von denen der Aequatorgegend des Eies abgesehen, aussen blos ein einziges Polfeld zeigten.

Wird jedoch ausser der freien convexen Fläche der Vorwölbung auch noch ein jeder Vorwölbung zugehöriges Stück der grossen Seitenfläche der Scheibe mit Stanniol beklebt, so *entsteht ein Polarisationsbild, welches an den convexen Flächen dem der lebenskräftigen Morula fast vollständig gleicht.* Jeder Abschnitt hat wieder zwei Polfelder, von denen aber an den dem Polbezirk zugehörigen Theilen das eine auf die grosse Seitenfläche (also in's Innere der Morula) fällt und daher an der Morula von aussen nicht sichtbar sein würde, so dass man von aussen blos ein einziges Polfeld und den Aequator wahrnimmt. Aber an den mehr lateralen Abschnitten kommen wieder zwei Polfelder aussen zum Vorschein, was bei der Morula blos an den direct am electrischen Aequator des Ganzen gelegenen Zellen der Fall war. Es fehlt hier aber auch der Schatten durch die bei der kugeligen Morula vorhandenen Nachbarzellen.

Um die Wirkung der Gestalt der noch complicirter geformten *Embryonen* direct zu prüfen, schnitt ich das Nachbild eines schon mit Kiemenhöckern versehenen Embryo aus einem Stückchen Blei. Nach kurz dauernder Durchströmung desselben in verschiedenen Richtungen zeigten sich *die früher an den Froschembryonen beobachteten Gestalten des Aequators.* Bei etwas länger dauernden Durchströmungen entstanden dagegen durch das Schwinden des Schattens bedingte Abweichungen.

Wirkung des Stromes bei viel besser als der Intraelectrolyt leitendem Medium.

Bisher wurden Metalle in Flüssigkeiten, also vielmal besser als der Electrolyt leitende Substanzen durchströmt und die Locali-
[**175**] sation der Polfelder, also des Stromfädeneintrittes und -Austrittes studirt.

Die von uns untersuchten organischen Körper dagegen leiten millionen Mal schlechter als Metalle; nach meinen rohen, mit Hülfe des wenig empfindlichen Galvanoscopes und blos mit polarisirbaren Electroden angestellten Versuchen *schätzte ich das Leitungsvermögen der Froscheier etwa gleich dem der* $^1/_6$*procentigen Kochsalzlösung.* Da wir Eier und Embryonen auch in besser als sie selber leitenden Flüssigkeiten, in stärkerer Kochsalzlösung und und in Schwefelsäurelösung untersucht haben, so wollte ich auch das Verhalten von anorganischen Körpern in besser als sie leitenden Electrolyten direct prüfen.

Zu diesem Zwecke machte ich Kugeln aus mit Wasser zubereitetem Mehlteig, wälzte sie, um sie reactionsfähig zu machen, in Messingfeilspähnen[1]) und durchströmte in 4% Koch-

[[1]) Das Wesen dieser sehr einfachen Methode, jedes beliebige Gebilde seiner Gestalt und seinem eigenen Leitungsvermögen entsprechend „reactionsfähig“ auf den electrischen Strom zu machen, besteht darin, dass man seine Oberfläche mit vielen, von einander „getrennten“ Theilchen einer auf den Strom reagirenden Substanz überzieht. Dann kommt die Gestalt und das Leitungsvermögen des Gebildes in der Lage, Grösse und Veränderungsintensität der Polfelder voll zur Geltung.

Ueberzieht man dagegen, wie es von uns zu anderem Zwecke geschehen ist,

salzlösung. Bei Anwendung des Wechselstroms erhielt eine Kugel von 19 mm Durchmesser, wie erwartet, Andeutungen eines *schwärzlichen Aequators*, und zwar von 11 mm Breite, in 1/2 % Kochsalzlösung von blos 6 mm Breite; jedoch war die Schwärzung blos oben und unten, als an den durch die nahen Abgrenzungen des Feldes besonders begüngstigten Stellen, gut ausgeprägt und scharf contourirt. *Die Pole dagegen blieben unverändert.*

Eine vollkommene **Aequatorisation,** d. h. einen ausgebildeten schwarzen Aequator erhält man, wenn man eine mit Messingspähnen betupfte Wachskugel mit dem Wechselstrom zu durchströmen versucht; solche Kugel wird richtig äquatorisirt statt polarisirt. Dieser Aequator bestand aus 6—8 parallelen ringförmigen, aber nicht continuirlich ringsherum gehenden schwarzen Streifen von verschiedener Breite, die durch gelb gebliebene, breitere oder schmälere Ringstreifen getrennt sind. Erstere bestehen meist aus Gruppen von Messingspähnen, von welchen jeder zwei schwarze Polfelder und einen gelben Aequator hat. Manchmal findet man auch Spähne ganz schwarz gefärbt; diese standen wohl mit anderen in leitender Berührung, so dass nicht jeder für sich Polfelder und Aequator bilden konnte.

Eine mit einem Goldblättchen überzogene Wachskugel bildet dagegen natürlich wieder veränderte Polfelder bei unverändertem Aequator.

Wird die mit Messingspähnen bestreute Wachskugel mit dem Gleichstrom behandelt, so entstehen am Aequator un- **[176]**
mittelbar nebeneinander zwei verschiedene Zonen, gegen die Anode hin eine schwärzliche, gegen die Kathode hin eine gelblichgrüne, so dass also der beim Wechselstrom gleichartige Aequator jetzt, entsprechend der Verschiedenheit der Anode und Kathode, durch *zwei veränderte Aequatoren* vertreten wird.

Um auch Körper, welche nur wenig besser leiten als die Flüssigkeit, zu prüfen, wurde Mehl mit 15procentiger, noch mit

den Körper mit Stanniolblatt, dann gelangt blos die Gestalt des Körpers, aber nicht sein Leitungsvermögen, sondern wesentlich das des Ueberzugs bei der Localisation der polaren Veränderungen zur Wirkung.

Kochsalz und Glaubersalz versetzter Schwefelsäure angerührt und die daraus gebildete, mit Messingspähnen bestreute Kugel bis zum Sieden in Wasser durchströmt, welchem ein wenig halbprocentiger Kochsalzlösung zugesetzt war, weil sonst der Strom zu schwach war, um eine deutlich begrenzte Reaction zu veranlassen; es entstanden, wie zu erwarten, nur kleine schwärzliche Polfelder.

Bedingungen der „Polarisation“.

Wenn Körper von verschiedenem Leitungsvermögen sich berührend umschliessen, so muss je nach der positiven oder negativen Differenz des Leitungsvermögens des inneren Körpers gegen den äusseren und dieses gegen den Electrolyten an der Grenzschicht derselben eine verschieden gelagerte Reaction erfolgen.

Dieses darzustellen, machte ich eine oberflächlich mit Messingspänen versehene Wurst aus mit Wasser angerührtem Mehlteig, und umgab sie mit einer Schicht von mit Schwefelsäure angesäuertem Teig, der aussen gleichfalls mit Messingspänen bestreut ward. Bei querem Durchströmen in Wasser mit wenig Kochsalz entstanden *aussen* am gesäuerten Teig *schwarze Polfelder, innen* an dem wässerigen Teig ein *schwarzer Aequator*, und die in ihrer Lage den äusseren Polfeldern entsprechenden Polseiten blieben unverändert.

Wurde umgekehrt eine Messingkugel (von 2,5 mm) mit wässerigem Teig umgeben bis zur Grösse einer Kugel von 12 mm, diese mit Messingspänen bestreut und in 2% Kochsalzlösung durchströmt, so entstand aussen natürlich wieder ein *schwarz geringelter Aequator* bei unveränderten Polseiten, während die umschlossene Messingkugel grüne Polfelder und einen unveränderten Aequator darbot, welch letzterer in seiner Lage natürlich dem äusseren schwarzen Aequator entsprach.

Die Ursache der so specifisch localisirten Veränderungen am metallischen Intraelectrolyten wird zweifellos wesentlich in [**177**] dem entsprechend localisirten Ein- und Austritt von Stromfäden bestehen. Ausserdem aber haben wir mehrfach Verhältnisse kennen gelernt, welche nicht von dieser Annahme sich ableiten lassen.

Es ist klar, dass gegen die Polenden eines Intraelectrolyten, welcher besser leitet als der Electrolyt, die Stromfäden wie aspirirt convergiren müssen, um so mehr, je grösser diese Leitungsdifferenz ist, und zwar gegen die der betreffenden Electrode nächsten Theile in stärkerem Maasse, als gegen die von der Electrode entfernteren Theile des Intraelectrolyten, und dass daher in der Mitte der, in mittlerer Stromrichtung gemessenen, Länge des Gebildes eine Stelle geringsten Stromeinfalles vorhanden ist. Trotzdem müssen jedoch auch in der Mitte Stromfäden einfallen, respective austreten, und diese Stelle müsste daher bei längerer Durchströmung verändert werden, da, entgegen FARADAY's früheren Angaben, festgestellt worden ist, dass auch der schwächste galvanische Strom Electrolyse hervorbringt, sofern keine electromotorische Eigenkraft wirksam ist. Die Polfelder müssten ferner gegen diese Stelle hin stetig an Intensität der Veränderung abnehmen, so dass eine schroffe Grenze des Polfeldes nicht existirte. Statt dessen haben wir, zum Beispiel beim Kupfer einen blank bleibenden Aequator erhalten, der ohne Uebergang durch eine stark veränderte Schicht begrenzt ward.

Dies würde sich bei Anwendung des „Gleichstromes" ohne weiteres durch den von ROITI und VOLTERRA angenommenen negativen Polarisationsstrom erklären, welcher durch die Flüssigkeit über den Aequator weg circulirt, und diejenigen Stromtheile, die nicht stärker sind als er selber, vernichtet.

Auch bei Anwendung des „Wechselstromes" lässt sich dieselbe Erklärung anwenden; denn während jeder Phase ist er ein Gleichstrom, der durch die bewirkten beiderseitigen polaren Veränderungen einen negativen Polarisationsstrom hervorruft, der nur eben mit dem primären Strom seine Richtung wechselt, aber sich immer von ihm subtrahirt.

Wir haben aber auch *Erscheinungen* kennen gelernt, *welche auf diese Weise nicht zu erklären sind*, zum Beispiel die beim Durchströmen von Blei in halbprocentiger Kochsalzlösung beobachtete Thatsache, dass das negative Polfeld nicht conti- [**178**] nuir-

lich ist, sondern dass ihm eine Linie besonderer Veränderung vorausgeht, welche vom Hauptpolfeld längere Zeit durch eine unveränderte Zone getrennt ist, so dass zwei blanke Stellen (zwei Aequatoren?) vorhanden sind; ferner dass gewöhnlich nur das kathodische Polfeld eine schroffe Grenze hat, während das anodische Polfeld allmählich gegen den Aequator ausläuft. Desgleichen die Beobachtung, dass an sehr dünnen querdurchströmten Metallplatten der Aequator bei schwachem Strom schmaler wird als bei starkem Strom, während sich an in der Stromrichtung ausgedehnteren Metallkörpern dieses Verhältniss umkehrt.

Diese Verhalten weisen darauf hin, dass noch andere Momente, darunter auch formale Verhältnisse, eine erhebliche Rolle mit spielen, dass also die Sachlage eine erheblich complicirtere ist. Hierauf deuten auch die bei einer zweiten, in anderer Richtung erfolgenden Durchströmung, selbst bei Anwendung des Wechselstromes unverändert bleibenden Niveaulinien der ersten Durchströmung hin. Andererseits kann im Sinne des Polarisationsstromes das Zurückweichen des zuerst entstandenen grossen negativen Polfeldes beim Auftreten des positiven Polfeldes gedeutet werden. Als Nichtfachmann, und um mich nicht zu sehr in ein mir ferner stehendes Thema zu vertiefen, nahm ich Abstand davon, die Aufklärung dieser Verhältnisse zu versuchen.

Neue Methode zur directen Ermittelung des Verlaufes der Stromfäden im Electrolyten.

Ich wünschte aber wenigstens ein eigenes Urtheil über den Verlauf der Stromfäden zu gewinnen, besonders deshalb, weil wir vielfach dieselben Localisationen der polaren Veränderungen wie an Metallen, auch an organischen Gebilden beobachtet haben, obschon letztere kaum oder nicht besser leiten als der Electrolyt. In Ermangelung eines geeigneten Galvanometers konnte ich die Niveauflächen nicht durch Einsetzen der Drahtenden aufsuchen, was auch bei unseren Verhältnissen äusserst mühsam gewesen wäre.

Ich verwandte daher die oben mitgetheilte Beobachtung, dass der Aequator von intraelectrolytär durchströmten „Kugeln" die Richtung der Niveauflächen der betreffenden Stelle des die Kugel umgebenden Feldes annimmt, in Folge dessen er also eine directe Ableitung der Richtung des „rechtwinkelig" zu ihm erfolgenden Verlaufes des mittleren Stromfadens, auch für den Fall der Abwesenheit dieser Kugeln gestattet.

Die Methode ist nun einfach die, dass man den Intraelectrolyten z. B. einen geraden, in der Verbindungsrichtung der Electrode liegenden Bleistab (s. Taf. X Fig. 23) mit mehreren Reihen von [**179**] 2,5 mm grossen Messingkugeln umstellt, die innerste Reihe im Abstand etwa eines Radius von ihm. Beim Durchströmen in einem die Reactionskugeln durch seine Jonen angreifenden Intraelectrolyten z. B. in halbprocentiger Kochsalzlösung mit dem Wechselstrom erhält man dann durch die Curven, welche die Niveaulinien der Polfelder bilden, rasch ein klares Bild über den Gang der Stromfäden, gegen den Intraelectrolyten, indem man allenthalben dazu rechtwinkelige Linien zieht[1]), wie es zum Beispiel in Fig. 23, Taf. X dargestellt ist.

Man ersieht, dass gegen die beiden Polenden und die anliegenden Theile Stromfäden weit von der Seite her convergiren, so dass sie an den Enden sehr dicht stehen müssen und an den Seiten fast senkrecht zur Oberfläche des Intraelectrolyten eintreten. Gegen die Mitte des Stabes zu nimmt die Dichtigkeit der Stromfäden und ihr Einfallswinkel ab; und neben der Mitte selber zeigt die daselbst befindliche Kugel nach lange fortgesetzter Durchströmung an, dass die spärlichen Stromfäden hier der Oberfläche parallel verlaufen; aber die Contouren der Polfelder bekunden, dass diese Stromfäden von aussen her gekommene, gegen den Intraelectrolyten eingebogene, aber ihn nicht erreichende sind, und auch gleich wieder sich nach

[1]) Herr Hofrath V. von Ebner überreichte in der Sitzung vom 17. Dec. 1891 die vorstehende Abhandlung der kaiserl. Acad. d. Wiss. zu Wien zum Druck.

In derselben Sitzung wurde laut Sitzungsbericht 1891, Nr. 27, S. 255 durch Herrn Prof. E. Mach eine Abhandlung von W. Pascheles vorgelegt, in welcher dieselbe neue Methode zur Ermittelung des Verlaufes der Stromlinien angewandt wird].

aussen abbiegen. Beim Blei ist der Aequator sehr klein; und man kann daher hier am geraden Stabe nicht erkennen, ob auf ihn selber Stromfäden einfallen.

Um dies beurtheilen zu können, eignet sich besser ein Kupferdraht, der in dem gleichen Electrolyten durchströmt wird. Man sieht daselbst an den Kugeln, welche neben dem breiten Aequator stehen, der sich in der Mitte verdunkelt und an den beiden Seiten zu frischer Kupferfarbe aufhellt, dass Stromfäden auch in den breiten hellen Theil einfallen müssen. Da bei diesem Metall die Polfelder unmittelbar neben dem Aequator sogleich stark verändert sind, deutet dies schon an, dass hier ein kräftigerer Polarisationsstrom zwischen den Polfeldern bestehen muss, als bei den ganz allmählich gegen den Aequator schwächer werdenden, und mit kaum deutlich wahrnehmbarer Grenze endenden Polfeldern des in Kochsalzlösung durchströmten Bleies.

Darauf durchströmte ich unter gleichen Umständen einen Stanniolstreifen von 33 mm Länge (siehe Taf. X, Fig. 24) in Glaubersalzlösung, welcher Streifen aber in der Mitte derart gebogen war, dass er einen rechtwinkelig zu ihm stehenden Vorsprung von 2,5 mm hatte. Die Kugeln zu beiden Seiten [**180**] des letzteren bekamen erst nach sehr langem Durchströmen Polfelder, und zwar jede deren drei, ein äusseres, schräges zuführendes, ein kleines gegen den nächsten Theil des Balkens, und ein drittes, gegen den Vorsprung gewendetes, so dass diesem letzteren, sowie dem anstossenden, zwischen aa sich erstreckenden Aequator sicher Stromfäden zugeführt werden. Sie werden aber entweder zu schwach sein, um sichtbare Wirkung hervorzubringen, oder sie werden ganz durch den Polarisationsstrom in ihrer Wirkung annullirt; da der durch Biegung des Stanniolstreifens gebildete Vorsprung doppelte Wandung besitzt, zwischen welcher in der Mitte der Electrolyt eingedrungen ist, muss der Polarisationsstrom auch den ganzen Vorsprung durchsetzen.

Schliesslich prüfte ich noch einen rechten Winkel aus Blei, dessen einer Schenkel in Niveauflächenrichtung steht, um zu sehen, wie sich die Stromfäden zu derjenigen Fläche desselben verhalten, welche gegen den längs des Stromes gestellten Schenkel

gewendet ist, und welche, wie oben mitgetheilt, bei der Durchströmung unverändert bleiben kann, sofern der Querschenkel nicht zu hoch im Verhältniss zu dem anderen Schenkel und den sonstigen Verhältnissen ist. Hier, in Taf. X, Fig. 25, entstand, aber erst nach langem Durchströmen, ein ganz schwaches centrales Polfeld.

Die Figur zeigt durch die schmalen schwachen Polfelder der Kugel, dass gegen diese Fläche hin einige wenige Stromfäden divergirend ausstrahlen; ferner ist aus den grossen dunklen Polfeldern der oberen Kugeln zu erkennen, dass ein dichter Zug von Stromfäden an der freien Kante des Querschenkels vorbei nach aussen abbiegt. Es ist interessant, aus welcher Ursache dies geschieht. Die rechtwinkelig anstossende schmale Seitenfläche ist stark verändert von der jenseitigen (linken) Electrode aus; und wir haben früher gesehen, dass diese Veränderung sogar noch über die Seitenkante weg ein wenig auf die rechte Hauptfläche übergreifen kann. Warum aber bleibt diese grosse Fläche im Uebrigen fast frei, unter Abbiegung eines von der anderen Electrode her auf sie gerichteten dichten Stromes? Es scheint mir deshalb, weil die links eintretenden Fäden nach dem Ohm'schen Gesetz grösstentheils durch den metallischen [**181**] Längsschenkel fortgeleitet werden, so dass nur ein kleiner Theil den Weg durch die Flüssigkeit nimmt; und der Polarisationsstrom, der über die Oeffnung des Winkels zwischen beiden Polfeldern verläuft, vernichtet sie wohl grösstentheils. Man könnte nun fragen: Warum dringen aber nicht die von der rechten Electrode ausgehenden dichten, gegen diese Fläche gerichteten Stromfäden in sie ein, sondern biegen plötzlich seitwärts ab? Wenn sie einen anderen Weg, als die von der anderen Electrode ausgehenden Stromfäden nehmen könnten, würden sie dies wohl thun; da es nicht geschieht, scheint sich hier die Nothwendigkeit der Identität der Wege beider electrischer Ströme auszusprechen, sofern die dualistische Electricitätstheorie die richtige ist; für die unitarische Theorie besteht diese Eventualität erst gar nicht.

Nach diesen Beobachtungen des Verlaufes der Stromfäden im Wechselstrom konnte es überflüssig scheinen, denselben Versuch noch mit dem „*Gleichstrom*“ zu wiederholen, denn es war

vorauszusehen, dass der Verlauf derselben ganz der gleiche sei. Indess gewohnt, auch scheinbar selbstverständlichen Ableitungen nicht eher zu trauen, als bis sie sich bewahrheitet haben, stellte ich einen Probeversuch an, und erhielt ein überraschend abweichendes Resultat, welches in Taf. X, Fig. 26 dargestellt ist.

Von fünf, neben der in der Verbindungsrichtung der Electrode stehenden Längskanten der Bleiplatte in annähernd gleichen Abständen aufgestellten Messingkugeln bildete beim Durchströmen in 8%iger, mit etwas verdünnter Schwefelsäure versetzter Kochsalzlösung die links an der Ecke des negativen Poles aufgestellte Kugel ein negatives, braunes Polfeld von einer Richtung seiner Grenze, welche bekundet, dass die Stromfäden gegen die Bleiplatte nur sehr wenig convergiren; das Polfeld der zweiten Kugel stand auch, aber noch weniger in dieser Weise, schief; die dritte entwickelte ein kathodisches Polfeld von geringer Grösse mit rechtwinkelig zur Kante der Bleiplatte stehendem Grenzcontour; so dass also die Stromfäden hier parallel der Seitenkante der Bleiplatte verlaufen. Die vierte Kugel, welche schon neben dem positiven Polfelde liegt, hat nicht deutlich reagirt; die fünfte, neben dem Anfang des positiven Polfeldes liegende, [**182**] hat ein deutliches negatives Polfeld, welches andeutet, dass die Stromfäden hier stark von der Seite her gegen den Stab convergiren. Die seitlich befindliche, zweite parallele Reihe von Kugeln, zeigt an, dass der Strom durch alle Kugeln unabgelenkt in der Verbindungsrichtung der Electroden verläuft.

Das Resultat ist also ein wesentlich anderes als das mit dem Wechselstrom gewonnene. Die Stromfäden des Gleichstromes convergiren nur äusserst wenig gegen den kathodischen Theil des Bleistückes, obgleich das negative Polfeld weit über die Hälfte der ganzen Platte einnimmt und früher entsteht, als das kleine positive Polfeld. Das Fehlen der Veränderung an den Kugeln neben dem Aequator und in der Nähe desselben kann auf den durch die Flüssigkeit geschlossenen Gegenstrom zurückgeführt werden.

Den abweichenden Verlauf der Stromfäden von denjenigen beim Wechselstrom vermuthete ich dadurch bedingt, dass das kathodische Polfeld sehr schlecht leitet, was sich um so mehr geltend machen

musste, als die Messingkugeln im Gleichstrom nur schwach reagirten. Dadurch wurde lange fortgesetztes Durchströmen nöthig, um deutlich abgegrenzte Polfelder hervorzubringen, während dessen auch der Polfeldbelag des Bleistückes ein ziemlich dicker wurde. Unsere jetzige Beobachtung stellt also nicht den Verlauf der Stromfäden gegen das Metall an sich, sondern zugleich das Verhalten gegen die stark veränderten Polfelder fest.

Um die Wirkung der kathodischen Veränderungen auf den Stromeintritt vielleicht abschwächend zu variiren, bog ich aus einem Platinblech ein Kästchen zusammen, und legte es statt der Bleiplatte in den Strom. Jetzt zeigten die Messingkugeln, welche neben die, wieder in Richtung der Verbindungslinie der Electroden gelegene, Seitenkante aufgesetzt worden waren, durch die Richtung ihres kathodischen Polfeldes einen etwas stärkeren Stromfädeneintritt von der Seite her an, aber nur nahe an den Polkanten und immer noch mit viel geringerer Convergenz von den Seiten her gegen das Metall als bei dem zum Vergleiche hinterher vorgenommenen Durchleiten des (allerdings mindestens dreimal stärkeren) Wechselstromes. Zwischen den längs der Mitte aufgestellten Kugeln läuft [**183**] der Gleichstrom wieder parallel der Seitenkante des Intraelectrolyten und erfährt selbst neben dem Aequator des Platins keine so erhebliche Abschwächung wie beim Blei im Gleichstrom.

Dagegen boten beim Durchströmen eines Messingbalkens in Kochsalzlösung mit dem Gleichstrom die längs der Kante aufgestellten Messingkugeln eine Neigung ihrer Aequatoren gegen den Balken dar, welche auf einen ebenso ausgedehnten „seitlichen“ Eintritt von Stromfäden hinweist, wie wir ihn gegen einen Kupferdraht im Wechselstrom gesehen haben.

Da die Leitungsdifferenz zwischen Electrolyt und Intraelectrolyt auf den Verlauf der Stromfäden im ersteren von grossem Einfluss ist, und da die *organischen Körper* millionenmal schlechter leiten als Metalle, so wollte ich den Verlauf der Stromfäden in der Nähe letzterer direct feststellen. In Ermangelung embryonalen Materiales von geeigneter Grösse konnte ich zur Zeit nur Organe des Erwachsenen verwenden.

Ich umstellte daher ein in Wasserleitungswasser liegendes Froschherz seitlich zur Stromrichtung mit kleinen Messingkugeln, Taf. X Fig. 27, und durchströmte mit dem Wechselstrom. Die zwischen den entstehenden Polfeldern jeder Kugel verbleibenden Aequatoren boten einige Besonderheiten dar, aber im Ganzen neigten sie sich gegen das Herz hin; ein Beweis, dass von der „Seite" her Stromfäden in das Herz eindringen.

Wurde der Versuch dagegen in halbprocentiger Kochsalzlösung angestellt, so divergirten die Aequatorränder gegen das Herz hin, was bekundet, dass die Stromfäden dem Herzen ausweichen, dass also das Menstruum besser leitet als das Herz; und an den neben einem Herzen, welches in fünf- oder zehnprocentiger Kochsalzlösung durchströmt wurde, liegenden Messingkugeln bog sich der Aequator (Taf. X Fig. 28) in einer Weise ab, welche noch viel stärker zeigt, wie die Stromfäden dem Herzen ausweichen.

Die neben einer Gallenblase des Frosches in den gleichen Medien liegenden Messingkugeln zeigten dasselbe Verhalten als beim Herzen (siehe Fig. 29 und 30).

Da beide Gebilde, Herz- und Gallenblase, auch in dem viel besser leitenden Medium, wie wir oben erfahren [**184**] haben, beim Durchströmen *polarisirt*, statt *äquatorisirt* wurden, so *beweist dies wohl, dass die „gestaltliche" Disposition ein erheblich schlechteres Leitungsvermögen bei diesem Vorgang zu übercompensiren vermag;* demnach ist es auch nichts Besonderes mehr, dass die Froscheier selbst in verdünnter Schwefelsäure veränderte „Polfelder" statt eines veränderten Aequators gebildet haben, wie wir ihn indess an der mit Messingspänen bestreuten nichtleitenden Wachskugel sehr ausgeprägt und an der Mehlteigkugel, bei welcher also wohl die Leitungsdifferenz auch noch grösser war, angedeutet erhalten haben.

Als dann die Herbstfrösche ihre Eier für das nächste Frühjahr gebildet hatten, prüfte ich das Leitungsvermögen der unreifen Eier auf die gleiche Weise, indem unmittelbar neben ein längliches Stückchen Eierstock die Messingkugeln aufgestellt wurden. Bestand das

Menstruum in Wasserleitungswasser, so war eine deutliche Convergenz seitlicher Stromfäden gegen den Intraelectrolyten aus der schiefen Stellung der Kugeläquatoren zu erschliessen; diente dagegen 0,2procentige Kochsalzlösung als Electrolyt, so gingen die seitlichen Stromfäden parallel unabgelenkt am Eierstock vorbei. Dies ist von Bedeutung, da wir in diesem Menstruum die starke Schattenwirkung der Eierstockgruppen auf einander bei Anwendung des Gleichstromes erhalten hatten. *Damit fällt die Möglichkeit hin, dass diese Schattenwirkung auf Aspiration und Vorwegnahme der Stromfäden durch die den Electroden näheren Eier bedingt gewesen sei*, worüber sogleich des Weiteren erörtert werden soll.

Ueber die Abnahme der intraelectrolytären Wirkung des „galvanischen" Stromes mit der Zunahme des Abstandes von den Electroden trotz gleich bleibendem Querschnitt der Strombahn.

Zum Schlusse dieses Abschnittes wollte ich noch die bei Hühnerembryonen und Froscheiern im Gleichstrom beobachtete, höchst auffällige Abnahme der Wirkung im electrischen Felde mit dem Abstande von den Electroden bei gleich bleibendem Querschnitt der Strombahn auch am Metall prüfen.

Ich legte daher in eine oblonge, der Länge nach zu durchströmende Schale in Stromrichtung sechs Messingkugeln von 7 mm Durchmesser im Abstande von 0,6—0,8 mm von einander. Beim Durchströmen ergab sich ein dem der Hühnerembryonen zum Theil entsprechendes Resultat. Sowohl die anodischen als die kathodischen Wirkungen nahmen ab. [**185**] Von der Anode aus gerechnet geschah dies von der ersten bis vierten oder fünften Kugel, um an der letzten Kugel also neben der Kathode eine plötzliche Verstärkung zu erfahren. Die Flächenausdehnung der kathodischen, oxydirten Polfelder entsprach diesem Verhalten nicht ganz, denn die mittleren, weniger veränderten, allerdings auch weniger deutlich begrenzten Polfelder schienen eher

etwas ausgedehnter als das erste; dagegen war das Polfeld der letzten Kugel trotz seiner intensiven Veränderung sehr klein. Bei den anodischen, Bläs'chen bildenden Polfeldern nahm, entsprechend der Intensität, also der in der Zeiteinheit von ihm aufsteigenden, Bläschen auch die Ausdehnung des ganzen Feldes von der ersten bis vierten oder fünften Kugel ab; die letzte, der Kathode nächste Kugel dagegen hatte wieder ein Bläschenfeld von fast der Grösse des ersten, welches aber deutlich weniger Bläschen aufsteigen liess als jenes.

Bei der Beurtheilung dieses Versuches sind verschiedene Momente zu berücksichtigen. Die Kugeln standen in Stromrichtung hintereinander, so dass sie sich beschatten konnten; ferner waren sie derart einander genähert, dass die Verbindungslinie der Kugeln erheblich besser leiten musste, als die rein durch den Electrolyten gehenden Bahnen neben ihnen. Ausserdem waren die beiden Endkugeln der langen Reihe blos noch um Kugelbreite von den Electroden entfernt und konnten daher von den daselbst abgeschiedenen Jonen direct chemisch oder durch den zwischen der Electrode und dem zugewendeten Polfeld der nächsten Kugel entstehenden Polarisationsstrom erheblich beeinflusst werden. Schliesslich war auch die blos 25 mm breite Strombahn im Verhältniss zu der 60 mm langen Kugelreihe sehr klein. Daher ordnete ich den Versuch einfacher an, unter Verwendung von blos drei Kugeln.

Wurden die drei Kugeln in der Mittellinie derselben Glasschale im Abstand von über zwei Kugeldurchmessern aufgestellt, so trat aus zahlreichen Versuchen hervor, dass das anodische, mit Bläschen bedeckte Polfeld der Kugeln von der Anode aus etwas an Grösse abnimmt, besonders aber, dass die Zahl der aufsteigenden Bläschen in dieser Richtung abnimmt, so dass an einer Abnahme der Stromwirkung mit dem Abstande von der [**186**] Anode trotz des allenthalben gleich grossen Querschnittes der Strombahn bei dieser Versuchsanordnung und Dauer nicht zu zweifeln ist, wenn auch der Unterschied bei weitem nicht so stark hervortritt, als er bei den Hühnerembryonen und Froscheiern sich zeigte.

Die Stromstärke musste bei dieser Anordnung, um die Zahl der aufsteigenden Bläschen gut vergleichen zu können, so gering genommen werden, dass das kathodische Polfeld nur aus einem schwachen, noch wenig scharf begrenzten Beschlag bestand, weshalb die Grössen desselben an den drei Kugeln nicht genau bestimmt werden konnten, um einen sicheren Vergleich zu gestatten.

Ueberhaupt sind die einzelnen, sich oft widersprechenden Ergebnisse dieser scheinbar einfachen Versuche in Folge des ungleichen specifischen Verhaltens auch der in gleicher Weise frisch geputzten Messingkugeln nicht ohne besondere Vorsichtsmaassregeln zu deuten. Ich habe daher obiges Resultat erst als gesichert betrachtet, nachdem ich jede der drei Kugeln nach einander an alle drei Plätze situirt und ihr Verhalten untereinander, wie mit dem Verhalten der anderen Kugeln am selben Orte verglichen und diese Versuchsweise an zwei Mal drei weiteren Kugeln mit anscheinend demselben Erfolg wiederholt hatte.

Um die Wirkung der an den Electroden abgeschiedenen Jonen möglichst abzuschwächen, wurde zu jedem Versuche frische Lösung genommen; und um ihre Ausbreitung durch Massenbewegung zu vermindern, wurde jede Electrode mit einer dreifachen Hülle von Filtrirpapier umgeben. Nützlich ist es, der Lösung einige Tropfen Schwefelsäure zuzusetzen (wonach die Flüssigkeit klar bleibt), und während des Versuches abwechselnd die Flüssigkeit in der Nähe der einen Electrode aufzusaugen und neben der anderen Electrode wieder zuzusetzen.

Drei Bleikugeln schienen bei gleicher Anordnung, aber weniger deutlich, dasselbe Resultat zu ergeben.

Stehen die drei Messingkugeln in der Stromrichtung einander auf 0,6 mm genähert, so bildete die der Anode nächste Kugel mehr Blasen als die der Kathode nähere; am wenigsten, respective gar keine jedoch die mittlere Kugel.

[**187**] Von besonderer Wichtigkeit war es nun, zu erfahren, ob auch bei derartig *schräger* Anordnung der drei in *grossem* Abstande hintereinander liegenden Kugeln, dass sie sich möglichst wenig beschatten können, diese bei reiner Hintereinanderlagerung beobachtete

Abnahme der anodischen Polfeldbildung mit der Entfernung von der Anode noch bestehen bleibt oder aufhört.

Zu diesem Zwecke wurde die eine der drei Kugeln in die Mitte der oblongen Strombahn, eine andere nahe der Anode und der einen seitlichen Glaswand, die dritte nahe der Kathode und der anderen seitlichen Wand aufgesetzt. Nach mehrfachen anfangs gleichfalls sich widersprechenden Versuchen bin ich durch die Umstellungsmethode zu dem Resultate gekommen, dass auch hierbei die Abnahme der anodischen Wirkung mit zunehmender Entfernung von der Anode stattfindet, so dass also eine Schattenwirkung nicht wesentlich betheiligt ist.

Diese Abnahme der anodischen polarisirenden Wirkung des continuirlich fliessenden „Gleichstromes" in einem electrolytischen Feld von allenthalben [fast] gleichem Querschnitt auf mehrere Intraelectrolyten mit dem Abstande derselben von der Anode muss demnach ihre Ursache in einer durch den Gleichstrom bewirkten ungleichen Beschaffenheit in der Dichte und Zusammensetzung der electrolytischen Strombahn selber haben.

Dieses eigenthümliche Verhalten, sowie der beobachtete, von dem des Wechselstromes abweichende Verlauf der Stromlinien des Gleichstromes gegen manche Intraelectrolyten veranlassten mich, zu prüfen, ob nicht vielleicht die Stromlinien im homogenen electrischen Felde beim Gleichstrom sich ceteris paribus anders vertheilen, als beim Wechselstrom. Es wurden daher in eine runde Schale, ringsum nahe dem Rande sowie inmitten, kleine Messingkugeln vertheilt und von zwei entgegengesetzten Puncten des Randes aus die stark mit Schwefelsäure versetzte Glaubersalzlösung mit Hülfe von Nadelelectroden durchströmt. Es zeigte sich aber kein deutlicher Unterschied in den durch die Aequatorränder der Kugeln markirten Curven von denen beim Wechselstrom.

Diese Abnahme der Stromwirkung innerhalb der Strombahn bei gleichbleibendem Querschnitt derselben widerspricht anscheinend dem Fechner'schen Gesetz, dass in allen Querschnitten einer Strombahn die Stromstärke gleich gross ist.

[**188**] Um der Ursache dieses Verhaltens näher zu kommen,

wollte ich mich zunächst durch Messung von dem Verlauf des Potentialgefälles in der ganzen electrolytischen Bahn unterrichten. Zu diesem Zwecke wurden an das erwähnte Horizontal-Galvanometer zwei Electroden von Platindraht angeschlossen. Die Enden dieser wurden in gleicher Länge rechtwinkelig abgeknickt und im Abstand von 10 mm durch eine Korkplatte gesteckt; um den Parallelismus und damit den bei allen Messungen constanten Abstand dieser Enden möglichst zu sichern, wurde ausserdem noch zwischen die Handhaben beider Electroden eine Korkplatte von geeigneter Dicke gelegt und die Electroden durch Zusammenbinden nochmals gegen einander befestigt. Diese beiden Enden des Nebenkreises wurden stets in Richtung der mittleren Verbindungslinien der Electroden des Hauptstromes eingesetzt und zwar der Gleichmässigkeit wegen bis auf den Boden der oblongen Glasschale, bei geringem, blos 2 mm hohem Flüssigkeitsstande.

Bei Anwendung der breiten, platten Platinelectroden für den Hauptstrom, welche auch bei den Versuchen an Embryonen gedient hatten, sowie der Platinnadelelectroden für den Messkreis, ergaben sich nun folgende Verhältnisse, welche constant hervortraten, sofern die Vorsicht angewendet wurde, die Messelectroden nach jeder Anwendung in einer Schale mit $^1/_2$%iger Kochsalzlösung durch Eintauchen abzuspülen. Halbprocentige Kochsalzlösung bildete auch den Electrolyten.

Mit dem schwachen Gleichstrom von 6 Bunsen (mit schon gebrauchter Säure) zeigte sich bei momentaner, blos so lang dauernder Durchströmung, bis die Magnetnadel das Maximum ihrer ersten Schwingung erreicht hatte, der Ausschlag an allen Stellen des Electrolyten (von den Orten der unmittelbaren Nähe der Electroden abgesehen) fast ganz gleich gross, entsprechend dem anfänglichen Verhalten unter gleichen Umständen durchströmter, empfindlicher Froscheier; jedenfalls waren die Differenzen so gering, dass ihre eventuelle Gesetzmässigkeit nicht festgestellt werden konnte. Nach auch nur wenige, etwa 10 Secunden dauernder, continuirlicher Durchströmung dagegen stieg der Ausschlag beim Einsetzen neben der Anode erheblich höher und fiel von da allmählich gegen die [**189**] Kathode ab, neben welcher annähernd der ursprüngliche Werth bestehen blieb.

Bei Verwendung von 10 Bunsen-Elementen fand diese Steigerung so rasch statt, dass eine ursprüngliche Gleichheit im ganzen Electrolyten nicht mehr feststellbar war; die Wirkung war schon bei der ersten Durchströmung während der Bildung des ersten Nadelausschlages nach der Anode vier Mal so gross als neben der Kathode und fiel von der Anode stetig ab. Ein Umrühren des Electrolyten nach jeder Messung hatte bei diesem starken Strom keinen sicher erkennbaren ausgleichenden Effect. Eine Zeit lang stieg diese Erhöhung der Wirkung. Später aber trat allmählich neben der Anode ein deutlicher Abfall ein, und es entstand eine starke Steigerung der Wirkung zwischen der Anode und der Mitte des Gefässes, welche weiterhin bis fast an die Mitte fortschritt und die dreifache Höhe des Ausschlages neben der Anode erreichte. Von diesem Gipfel fand nach beiden Seiten hin zunächst ein rascher, weiterhin ein allmählicher Abfall statt. Bei langfortgesetzter continuirlicher Durchströmung konnte der Abfall an der Anode bis unter den, von vorn herein fast stabilen Werth neben der Kathode sinken und die erwähnte Erhöhung in der Mitte sich vergrössern, so dass sie das Achtfache des Werthes an der Anode erreichte. Durch Umrühren des Electrolyten wurde diese ganze Steigerung, sowie der Abfall an der Anode zum Verschwinden gebracht.

Zusatz von neutraler Lacmustinctur nebst einigen Tropfen Phenolphthaleïn liess erkennen, dass die zuerst entstehende Steigerung in keiner Beziehung zu den freien an den Electroden ausgeschiedenen Jonen stand; dass aber die secundäre Steigerung in der Nähe der Mitte dadurch bedingt war. Diese Steigerung tritt auf, wenn in grösserer Umgebung der Anode die Lacmustinctur entfärbt war; sie erreichte ihr Maximum, sobald diese Schicht der Anionen sich mit der rothen Schicht der Cationen berührte. Nach der Unterbrechung des primären Stromes zeigte das Galvanometer bei Messung an der Stelle des vorherigen Maximums einen nicht unerheblichen Ausschlag in der Richtung des primären Stromes von 1 Milliampère (gegen 60,0 Milliampère vorher beim Durchströmen); an den Electroden dagegen entstand ein entgegengesetzt gerichteter Aus- [**190**] schlag, und zwar an der Anode von —0,3, vor der Kathode von —0,5 Milliampère.

War die Anode nicht von Platin, sondern von Kupfer, so blieb mit der Entfärbung der Lacmustinctur auch diese secundäre Steigerung aus. War die Platinkathode erheblich schmaler als die Platinanode, so trat von vornherein, auch bei blos momentaner Durchströmung, zwischen Anode und der Mitte des Feldes eine stärkere Erhöhung der Wirkung ein, als an der Anode selber; diese auffällige Erhöhung kann gleichfalls nicht durch die freien Jonen bedingt sein.

Die Werthe ferner, die man, sei es bei kurzer oder nach langer Durchströmung, erhält, wenn man eine der Messelectroden in möglichst grosse Nähe einer Electrode des primären Stromes, jedoch ohne sie zu berühren, setzt, sind vielmal grösser als die im Binnenraum des freien Feldes erhaltenen Werthe und fallen bei geringerer Vergrösserung des Abstandes rasch ab. Sie sind ausserdem natürlich auch noch von der Gestalt, respective Grösse dieser Electroden abhängig; so neben einer dünnen Nadelelectrode mehrmals grösser als neben einer breiten Blattelectrode. In obigen Angaben bedeutet „neben" der Anode oder Kathode daher stets einen solchen Abstand der nahen Messelectrode von mindestens 2 mm.

Die Messungen wurden bisher unter Verwendung von Platinelectroden, also von polarisirbarem Material, angestellt, und dabei ein der Wirkung des continuirlichen Gleichstromes auf die gleichfalls polarisirbaren Eier und Embryonen entsprechendes Verhalten wahrgenommen.

Für die Beurtheilung der Bedeutung der auffälligen Erscheinung war es nöthig, zu wissen, ob sich diese Ungleichheiten der Wirkung auch an unpolarisirbaren Electroden bemerkbar machen würden. Da jedoch in Innsbruck kein Zinkdraht zu erhalten war, musste ich Streifen Zinkblechs vom Klempner verwenden, die nicht aus reinem Zink bestanden und daher wohl auch noch etwas polarisirt wurden. Auch mag die Anfertigung der Electroden meinerseits selber mangelhaft gewesen sein.

Bei Anwendung dieser Electroden als Electroden des Messkreises blieb die im ersten Stadium beobachtete typische Un-[**191**]gleichheit der Wirkung, der Abfall von der Anode, aus; diejenige des zweiten Stadiums, also die Erhöhung an der Be-

rührungstelle der Anionen und Cationen, war auf ein Viertel ihrer vorherigen Grösse reducirt. Es ist also vielleicht zu vermuthen, dass sie ganz verschwunden sein würde, wenn die Electroden vollkommen unpolarisirbar gewesen wären.

Die Versuche wurden durch den etwas gewölbten Boden und die ungleiche Breite der Lichtung aller meiner oblongen Glasschalen, sowie durch den trotz obiger Cautelen nicht vollkommen unveränderlichen Abstand der Messelectroden erschwert; doch suchte ich, durch Variationen über die dadurch bedingten Fehler wegzukommen.

Bei den Froscheiern, welche nur relativ kurze Zeit durchströmt worden waren, war diese erste typische Art der polarisirenden Wirkung, insbesondere die starke Erhöhung in unmittelbarer Nähe der Electroden, also auch an der Kathode, sehr ausgesprochen zur Geltung gekommen; desgleichen auch bei den Hühnerembryonen.

An den letzten Hühnerembryonen, welche über eine Viertelstunde lang durchströmt worden waren, konnte danach ausserdem noch die zweite Wirkungsweise erheblich mit zur Geltung gekommen sein, und darauf ist vielleicht das mitgetheilte, dem früheren widersprechende Resultat am Schlusse des letzten Versuches, Seite 646, zurückzuführen. Jedenfalls werden weitere Versuche nöthig sein, um die Sachlage aufzuklären.

Ich wollte ferner das Verhalten der Strombahn auch während der Ausbildung dieser ungleichen Veränderungen an den ver- [**192**] schieden gelagerten Gebilden aus specifisch reagirendem Materiale messend prüfen. Da jedoch befruchtete Hühnereier zur Zeit (im November) hier nicht mehr zu erhalten waren, musste ich mich auf das Ovarium des Frosches beschränken. Ein Stück solchen Organes wurde mitten in die durch einhalbprocentige Kochsalzlösung gebildete Strombahn gelegt und die Messelectroden an folgenden Stellen aufgesetzt: 1. neben der Anode, 2. mitten auf den Intraelectrolyten, 3. neben der Kathode; ferner an 2 α, wobei die eine Nadel in dem der Anode zugewendeten Organrande steckte und die andere der Anode näher in der Flüssigkeit sich befand; 2 β dieselbe Stellung nach der Seite der Kathode. Stellung 1 α und 3 α bedeuten, dass

die eine Messelectrode der der Ziffer entsprechenden Electrode des primären Stromes möglichst, jedoch, ohne sie zu berühren, genähert war. Die ersten Versuche wurden schon vorgenommen, ehe ich unpolarisirbare Mess-Electroden angefertigt hatte; sie sind daher nur mit Platinelectroden angestellt.

In der ersten Versuchsreihe wurde continuirlich durchströmt, das Mess-Electrodenpaar rasch eingetaucht und so lange eingetaucht erhalten, bis die Magnetnadel nicht mehr oscillirte. Das Galvanometer zeigte in Stellung 1 α einen relativ starken Strom (z. B. 0,25 Milliampère), bei 1 wieder einen viel schwächeren Strom (z. B. 0,04 Milliampère), bei 2 α stets eine erhebliche Zunahme (z. B. 0,08 Milliampère), bei 2 eine weitere Zunahme (z. B. 0,18 Milliampère), bei 2 β einen steten starken Abfall bis unter die Grösse von der Stellung 2 α, bei 3 einen weiteren Abfall bis ein wenig unter den Werth der entsprechenden Stellung 1, bei 3 α fast denselben Werth als bei 1 α. Bei derartiger Querlagerung des Intraelectrolyten, dass er die ganze Breite der Strombahn einnahm, war die Steigerung bei 2 α und besonders bei 2 mehrmals grösser, der Abfall bei 2 β dann aber vielmals stärker als bei Längsstellung, wobei die Strombahn in halber Breite frei blieb.

Bei Längsstellung des Intraelectrolyten ist die Zunahme auch in der freien Strombahn neben dem Intraelectrolyten deutlich ausgesprochen. Bei Anwendung stärkerer, z. B. zweiprocentiger Kochsalzlösung wurde die Steigerung der Stromstärke bei 2 α und 2 im Intraelectrolyten nochmals um das Mehrfache vergrössert.

[**193**] Es ergab sich also eine starke Steigerung des Stromgefälles innerhalb und in der Umgebung des Intraelectrolyten, am stärksten inmitten desselben, weniger stark am Anodenrande, noch weniger am Kathodenrande desselben. Diese Steigerung betrug das Sechs- bis Zwölffache der Stärke des primären Stromes an den Stellen vor und hinter dem Intraelectrolyten. Nach der Unterbrechung des primären Stromes war dagegen an keiner Stelle mehr ein Strom mit meinem Instrumente nachweisbar; eine eventuelle wirkliche äussere oder innere Polarisation des Eierstockes konnte demnach bei der Empfindlichkeit des Instrumentes nur unter 0,01 Milliampère betragen.

Dieses Verhalten des Intraelectrolyten wich also bedeutend von dem vorher blos am Electrolyten, gleichfalls bei continuirlicher Durchströmung beobachteten Verhalten ab.

Obgleich dieses Verhalten blos einen Abweg, der uns von unserer Aufgabe wegführt, darstellt, wie ich nach weiteren Versuchen einsah, sollen doch die zur Aufklärung vorgenommenen Experimente in ihren Ergebnissen mitgetheilt werden, um einen, vielleicht gleich mir unerfahrenen Leser vor einer falschen Deutung zu bewahren.

Um zunächst die Wirkung der continuirlichen Durchströmung zu eliminiren, prüfte ich das Verhalten bei blos momentanem Stromschluss; hier konnte natürlich nicht die Ruhestellung der Magnetnadel abgewartet werden, sondern das Maximum des ersten Ausschlages musste notirt werden.

Die Methode des Eintauchens der Electroden mit der Hand ist aber bei diesem Modus natürlich mit einem Fehler verbunden, indem bei raschem Eintauchen die erste Schwingung der Nadel nicht unerheblich grösser ausfällt, als bei langsamem Eintauchen. Da jedoch mein Stromschlüssel so primitiv war, dass beim Schluss und Oeffnen durch ihn der Tisch erschüttert und daher die Magnetnadel abgelenkt wurde, musste ich die Methode beibehalten und durch möglichste Gleichmässigkeit den so bedingten Fehler zu verringern suchen; doch ist es klar, dass in Folge dessen geringe Verschiedenheiten der Stromstärke, wie sie zwischen Ort 1 und 3 auch bei blos momentanem Stromschluss zu bestehen scheinen, im Einzelnen nicht deutlich beurtheilt werden konnten, so dass blos die Summe aller in Folgendem [**194**] zu besprechenden Beobachtungen hierin einen Schluss gestattet.

Die Methode der momentanen Durchströmung auf den Eierstock des Frosches als Intraelectrolyten angewandt, ergab nun z. B. folgende, theils bei Querlage desselben im obigen Sinne, theils bei Längslage gewonnene Werthe in Milliampères:

Ort der Messung	Bei Querlage				Bei Längslage			
	In halbprocentiger Kochsalzlösung		In zweiprocentiger Kochsalzlösung	In Wasserleitungswasser	In halbprocentiger Kochsalzlösung			
					In der Linie des Ovarium	Neben dem Ovarium	In der Linie des Ovarium	Neben dem Ovarium
1	0,015	0,02	0.015	0,02	0,02	0,02	0,03	0,03
2α	0,09	0,08	0,10	0,04	0,03	0,05	0,07	0,05
2	0,60	0,62	1,50	0,085	0,10	0,07	0,12	0,09
2β	0,03	0,05	0,06	0,03	0,02	0,025	0,03	0,03
2	0,02	0,01	0,01	0,02	0,02	0,03	0,02	0,03

Es ergab sich also bei momentaner Durchströmung wesentlich dasselbe Verhalten, wie es nach continuirlicher Durchströmung beobachtet worden war; nur war die Wirkung auf den Intraelectrolyten und in der Nähe desselben, nach der Amplitude der ersten Schwingung zu urtheilen, noch mehrmals grösser als in der Flüssigkeit, indem die Stromwirkung im Intraelectrolyten das Vierzig- bis Hundertfache der Wirkung im Electrolyten erreichte. Wenn auch von dieser Wirkung ein Theil nur scheinbar, nur auf die Trägheit der Magnetnadel zurückzuführen ist, so bleibt doch immer noch ein ungeheuerer Erfolg übrig.

Am Schlusse jeder, mit demselben Object angestellten Versuchsreihe wurden die Nadeln an den fünf Orten in gleicher Weise aufgesetzt ohne gleichzeitige Durchströmung; und es ergab sich nirgends mehr ein Ausschlag der Magnetnadel, trotz der inzwischen an dem Ovarium aufgetretenen starken morphologischen Polarisation. Dieses eigenthümliche Verhalten musste nun auf seine Ursache zurückgeführt werden.

[**195**] Da ich im ersten Momente über seine Bedeutung nicht klar war, prüfte ich sogleich die weichen Organe des Mutterfrosches, dem das Ovarium entnommen war; und alle zeigten wesentlich dasselbe Verhalten, nur war die Steigerung bei verschiedenen Organen quantitativ verschieden und stand anscheinend in Abhängigkeit von

der Dicke des mit der Nadel durchstochenen Organes. Um zu sehen, ob andere organische Bildungen ähnlich sich verhielten, wurde Weizenmehl mit $^{1}/_{2}$%iger Kochsalzlösung angerührt, und der so gebildete Teig in die Strombahn gelegt. Es trat wieder die gleiche Erscheinung auf. Da ich anderen Tages die annähernd unpolarisirbaren Electroden gemacht hatte, verwendete ich auch diese, und da zeigte sich, dass jetzt die Verstärkung der Stromwirkung auf der Leber und auf dem Teige zwar noch evident vorhanden war, aber blos das Drei- bis Vierfache der Wirkung im Electrolyten erreichte.

Um jede Berührung des Organes oder des Teiges zu vermeiden, machte ich in dieselben entsprechend situirte, mit Flüssigkeit aus der Umgebung angefüllte Löcher und hielt in diese die Messelectroden; es ergab sich jedoch wieder das frühere Resultat.

Nachdem somit festgestellt worden war, dass hier nicht, wie bei den Versuchen ohne Intraelectrolyten, blos eine Ungleichheit der Polarisation bei gleicher Stromstärke, sondern eine wirkliche Ungleichheit der Stromstärke vorlag, kam ich der Ursache näher; was allerdings bei jedem anderen Untersucher, der nicht, wie ich, so gut als zum ersten Male mit Electricität experimentirte, wohl früher der Fall gewesen wäre.

Da auszuschliessen war, dass hier eine wirkliche Production von electrischer Energie ausgelöst durch den primären Strom, vorliege, weil die Physiologen diese Fähigkeit der Organe längst wahrgenommen haben würden; so blieb nur die Möglichkeit, dass die geprüften Körper so viel schlechter als das verwendete Menstruum leiten, dass sie ein starkes Ausweichen des Stromes in die den Intraelectrolyten umgebende Flüssigkeit veranlassen.

Die beobachtete Erscheinung beruhte dann nicht auf einer Vermehrung der Stromstärke in den ganzen bezüglichen Stromquerschnitten, sondern blos auf einer localen Vergrösserung der Stromdichte an einzelnen Stellen der Querschnitte.

[**196**] Gegen diese Annahme schien jedoch zu sprechen die in der Tabelle auf Seite 165 mitgetheilte Beobachtung, dass auch bei Verwendung von Wasserleitungswasser als Electrolyten, welches doch voraussichtlich schlechter als das Ovarium leiten wird, an diesem eine

Steigerung der Stromwirkung, wenn auch nur um das Vierfache, wahrgenommen worden war.

Dass aber das letztangenommene Moment stark genug in diesem Sinne zu wirken vermag, zeigte sich, nachdem ich drei Glasbälkchen über einander quer mitten in die Strombahn bei sonst der früheren gleichen Versuchsanordnung gelegt hatte. Es ergaben sich an den früheren entsprechenden Oertlichkeiten folgende Resultate:

Ort der Messung	Unpolarisirbare Electroden		Platinelectroden	
				Flüssigkeit, umgerührt
1α	—	0,36 M. A.	0,24	—
1	0,32 M. A.	0,33	0,09	0,11
2	0,60	0,69	0,94	1,40
3	0,22	0,30	0,015	0,025
3α	—	0,22	0,09?	—

Es zeigte sich also eine ähnliche Verstärkung der Wirkung in der Umgebung der Glasbälkchen wie bei den Organen und dem Mehlteig.

Damit ist aber zugleich ein neues Räthsel erstanden. Ich habe nämlich nicht beobachtet, dass der auf Seite 645 erwähnte, in der Lücke zwischen der Wand und dem grossen Hühnerembryo in Stromrichtung hinter diesem liegende kleine Embryo besonders stark verändert worden wäre. Im Gegentheil, er blieb fast unverändert, obgleich der Strom in verstärktem Maasse durch diese Strasse hätte gehen und auf ihn treffen müssen; auch blieb die diesem Strom anliegende Fläche des grossen Embryo fast unverändert.

Da das Versuchsmaterial jetzt nicht mehr zu haben ist, muss ich auf die jetzige Weiterführung der Untersuchung ver- [**197**] zichten; und aus dem oben erwähnten Grunde gedenke ich auch nicht, sie später wieder aufzunehmen.

C. Erklärungsversuche und Zusammenfassung.

1. Ursache der polaren Localisation der Veränderungen.

Fragen wir zunächst nach den Ursachen der allgemeinsten Verhältnisse der in den vorstehenden Abschnitten geschilderten Erscheinungen, also nach den Ursachen der Scheidung der Oberfläche der intraelectrolytär durchströmten Gebilde in zwei veränderte Polfelder und einen zwischen ihnen gelegenen gürtelförmigen Aequator.

Wir sahen, dass blos an denjenigen Stellen der Oberfläche der morphologisch polarisirbaren Gebilde, seien es lebende Organismen oder Metalle oder sonstige, von uns reactionsfähig gemachte Gebilde (s. S. 703), die polaren Veränderungen stattfanden, an welchen zu erschliessen, ja durch Versuche direct nachzuweisen war (s. S. 708 u. f.), dass daselbst Stromfäden ein- oder austraten, während an anderen, zwar kräftig durchströmten und mit dem Electrolyten benetzten Stellen, an welchen aber Stromfäden-Ein- und Austritt nicht, resp. nur in minimalem Maasse möglich war, unverändert blieben.

Daraus war zu erschliessen, dass die beobachteten polaren Veränderungen an den Ein- und Austritt von Stromfäden gebunden sind.

Ferner fanden diese Reactionen nur an benetzten Stellen statt; an trocken durchströmten Froscheiern blieben die bezüglichen Veränderungen auch an den Ein- und Austrittsstellen des Stromes aus; so dass also die Anwesenheit einer geeigneten Flüssigkeit, eines Electrolyten als weitere Bedingung anzusehen ist.

Neben den äusseren oberflächlichen Veränderungen fehlte es auch nicht ganz an inneren Veränderungen. Selbst an Metallen sind solche wahrnehmbar. Wenn auch ein früher durchströmtes Bleistück abgeschabt und blank polirt worden war, so wurden manchmal, auch nach Monaten, beim Einlegen desselben in Salzsäure von geeigneter Concentration die früheren Polabschnitte wieder erkennbar, indem sie rascher verändert wurden als der frühere Aequator. Diese inneren Veränderungen durch den Strom sind [**198**] von den Accumulatoren her bekannt; die hier beobachtete Localisation derselben aber verdient vielleicht eingehendere Untersuchung. Auch

treten unter Umständen nach dem Durchströmen Erscheinungen von Passivität des Bleies am Aequator auf.

Die lebenden Gebilde haben wir bis jetzt zumeist nur von aussen betrachtet, und wissen daher noch nicht, wie weit sich Veränderungen, die denen der Oberfläche ähnlich sind oder mutatis mutandis ihnen entsprechen, in's Innere erstrecken, so dass wir unser Urtheil vorläufig beschränken müssen. Nur an den durchscheinenden Eierstockseiern des Frosches und den Fischeiern, sowie an den Hühner-, Eidechsen- und Mausembryonen glaubten wir schliessen zu dürfen, dass die wahrgenommenen intensiven Trübungen der Polfelder sich allmählich in's Innere fortsetzen und schliesslich die ganzen „Polabschnitte" betreffen.

Es ist also zunächst zu fragen: Warum wird nicht die ganze Oberfläche der lebenden Gebilde, soweit sie dem Ein- und Austritt von Stromfäden dienen könnte, also soweit sie nicht der Glaswandung unmittelbar anliegt oder aus dem Electrolyten frei heraussteht, sondern von durchströmten Electrolyten in genügender Dicke der Schicht umgeben ist, verändert?

Eine spätere Frage wird es sein, warum nicht auch die blos „durchflossenen" Theile der benetzten „Oberflächen", siehe S. 648, sowie das „durchströmte Innere" der bezüglichen Organismen, insbesondere die Substanz der Aequatorscheiben entsprechende Veränderungen erfahren.

Da wir die Stellen der polaren Veränderungen an jedem Gebilde durch die ihm gegebene Lagerung zu den Electroden beliebig bestimmen konnten, so muss die Oberfläche jedes dieser Gebilde also an allen Stellen reactionsfähig auf den electrischen Strom sein. Daher müssen den anderen, vom Electrolyten umgebenen aber unverändert bleibenden Theilen der Oberfläche eines Intraelectrolyten entweder zu wenig Stromfäden „zugeführt" werden, als dass dieselben durch ihren Ein- und Austritt eine sichtbare Wirkung hervorbringen könnten, oder die an sich in genügender Zahl hingeführten Stromfäden müssen am Eintritt „verhindert" worden sein, was bei der Gleichheit der ganzen Oberfläche nur durch ein besonderes Agens geschehen kann.

[**199**] Als solches Moment wurde im vorigen Abschnitt ein zwischen den beiden Polfeldern circulirender, dem primären Strom entgegengesetzter, also negativer Polarisationsstrom angenommen. Mit dem zuletzt beschafften Galvanometer habe ich diesen Strom an einem metallischen Intraelectrolyten unmittelbar nach der Unterbrechung des galvanischen Hauptstromes direct nachgewiesen, indem ich einen intraelectrolytär durchströmten Kupferdraht, um die polarisirende Wirkung der durchströmten Flüssigkeit auf die Messelectroden auszuschalten, rasch aus der halbprocentigen Kochsalzlösung, in der er durchströmt worden war, in frische solche Lösung übertrug und die blanken Kupferdrahtenden des Galvanometerkreises auf die Polfelder oder neben dieselben aufsetzte. Der Strom war dem primären Gleichstrom entgegengesetzt gerichtet und betrug im Maximum bei meiner Anordnung sofort nach der Unterbrechung des primären Stromes 1,5 M. Amp., fiel aber rasch ab. Der metallische Intraelectrolyt verhält sich natürlich wie ein Accumulator.

Auf die gleiche Weise gelang der Nachweis des Polarisationsstromes auch an dem mit dem „Wechselstrom“ behandelten metallischen Intraelectrolyten nach der Unterbrechung des primären Stromes, nur war natürlich die Richtung zum letzten primären Strom nicht zu beurtheilen. Der Polarisationsstrom zeigte sich ein wenig stärker als der nach dem Gleichstrom beobachtete; freilich war auch der primäre Strom erheblich, mindestens dreimal stärker, als der verwendete Gleichstrom. Die specielle Ursache dieses letzteren Polarisationsstromes, sowie überhaupt die qualitative Beschaffenheit des vom Wechselstrom erzeugten Polfeldes bedürfen wohl der Untersuchung. Wenn auch Drechsel schon die Thatsache der Polarisation der Electroden im Wechselstrom nachgewiesen hat, so ist doch die Alkaliabscheidung an der Kathode und an der kathodisch beschaffenen Seite eines metallischen Intraelectrolyten, also am sogenannten „anodischen“ Polfeld, nur eine sehr geringe, wie ich oft beobachtet habe, nachdem dem Electrolyten Phenolphthalein zugesetzt war. Daher kann immerhin die relative Stärke des nach der Durchströmung nachweisbaren Polarisationsstroms Befremden erregen (siehe auch S. 700).

Für das Verhalten der *Metalle*, deren *Aequator* wir zunächst besprechen wollen, ist von Bedeutung, dass beim Fehlen einer [**200**] electromotorischen Gegenkraft auch durch den schwächsten electrischen Strom schon Electrolyse veranlasst wird, und dass somit die an den Ein- und Austrittsstellen des Stromes an der Oberfläche des Metalles abgeschiedenen Jonen eine Wirkung hervorbringen müssen.

Bei den Metallen summiren sich die Reactionen also einfach mit der Stromdauer; und wenn, von der in der Mitte liegenden Indifferenzlinie abgesehen, allenthalben Stromfäden eintreten, kann schliesslich ausser dieser, nur ein Minimum breiten Linie blos dasjenige Stück blank bleiben, welches durch den negativen Polarisationsstrom genügend geschützt ist. Vorher aber besteht bei schwachem Strom längere Zeit für die Besichtigung ein grösserer Aequator, dessen Grösse durch ungenügende locale Stromdichte bedingt ist.

Bei unseren *lebenden Objecten* ist wohl zu vermuthen, dass mit der sichtbaren „morphologischen" Polarisation eine electrische Polarisation im Sinne der Physiologen verbunden ist, ganz abgesehen von der sogenannten „inneren Polarisation feuchter Leiter" nach du Bois-Reymond; verhält sich doch bei den Muskeln und Nerven nach L. Hermann jeder absterbende Querschnitt negativ gegen den lebenden; und unsere Polfelder sind, wie wir an den Froscheiern sahen, eine Substanz, welche an den Theilungsvorgängen der Zelle nicht mehr theilnimmt, sondern unter Umständen von den Zellen direct abgestossen, eliminirt wird, und welche auch nicht mehr jener Veränderungen (Vacuolisation etc.) fähig ist, wie sie sonst beim allmählichen Absterben der Eier beobachtet werden.

Wesentlich um diesen Polarisationsstrom nachzuweisen, hatte ich am Schlusse meiner Untersuchungen das erwähnte Horizontalgalvanometer beschafft, dessen Theilung Zehntel Milliampère noch gross anzeigt, und welches auf Hundertel M. A. noch reagiren soll. Aber weder beim Aufsetzen auf die mit dem Gleichstrom von acht Bunsen durch directes Anlegen der Electroden stark weisslich polarisirten Hühnerembryonen noch auf den polarisirten Eierstock des Frosches gelang

es mir, an diesem Instrument einen Ausschlag hervorzubringen; auch nicht wenn die Messelectroden zur Verringerung des Widerstandes sehr nahe neben einander und wenn sie direct an die Stellen der Electroden des primären Stromes [**201**] aufgesetzt worden waren. Um eine Nebenschliessung zu verhindern, waren die Embryonen nach dem Durchströmen dem Electrolyten entnommen und auf trockenes Fliesspapier gelegt worden. Dasselbe negative Resultat ergab sich nach Behandlung dieser Objecte mit dem Wechselstrom beim Aufsetzen einer Electrode an der Stelle einer früheren Electrode und der anderen auf den Aequator. Doch zeigte dieses Galvanometer auch den Muskelstrom des Froschmuskels selbst bei wirksamster Anordnung nicht an. Den Physiologen dagegen wird es ein Leichtes sein, mit dem du Bois-Reymond'schen Multiplicator die Entscheidung über den hypothetischen Strom zu geben.

2. Ursache der scharfen Begrenzung des Aequators an lebenden Objecten.

Ist der Polarisationsstrom von genügender Stärke, so kann er, wie bei den metallischen Intraelectrolyten zur Ableitung einer scharfen, der allmählichen Abgleichung entbehrenden Grenze der Polfelder gegen den Aequator verwendet werden. Aber auch ohne diesen Strom muss sich bei den lebenden Wesen eine scharfe Grenze ergeben, da nur durch Ströme, welche die Reizschwelle überschreiten, die polare Reaction ausgelöst werden kann, während benachbarte Stellen nur wenig geringerer Einwirkung unverändert bleiben werden.

Unter Berücksichtigung der Reizschwelle wird es verständlich, dass bei stark geschwächtem Strom selbst nach stundenlanger Durchströmung die Froscheier nur in sehr geringer Ausdehnung polare Veränderungen darboten, und dass weiter seitlich im runden Stromfelde, also in noch geringerer Stromdichte stehende Eier gar keine Reaction mehr erkennen liessen. Diese beiden Verhaltungsweisen würden bei der Zurückführung des Aequators blos auf einen Polarisationsstrom natürlich nicht zu erklären sein.

Wie sich die Breite des durch dieses Moment bedingten Aequators zu der durch den hypothetischen Polarisationsstrom bedingten

verhalte, wird erst nach der Nachweisung der Stärke dieses letzteren erörtert werden können.

Alle Stellen, an welchen die für die Auslösung der polaren Veränderungen bestehende Reizschwelle nicht überschritten wird, werden sich solange nicht verändern, bis schliesslich von den Polfeldern aus das einheitliche lebende Gebilde durch die Veränderung zu vieler oder zu lebenswichtiger Theile, oder [**202**] durch eventuelle innere Wirkung der Durchströmung (durch innere Polarisation) als Ganzes getödtet worden ist und daraus resultirende anderweite, auch auf den Aequator sich erstreckende Alterationen vor sich gehen; wie wir denn an Blastulae und Gastrulae nach langer Durchströmung den ganzen Aequator sich plötzlich in toto grau verfärben sahen.

Die Reaction nach Ueberschreitung der Reizschwelle im Bereiche der Polfelder war bei demselben Objecte, dem Froschei oder dem Tritonenei je nach der Stärke und Dauer der Gesammteinwirkung eine örtlich, graduell und vielleicht auch qualitativ verschiedene. Während mit den schwächsten Strömen behandelte Frosch- und Tritoneneier ihre kleinen Polfelder unter minimalem Durchtritt von Eiinhalt durch die Eirinde nur verfärbten, entstand bei starkem Strom an der Grenze des Polfeldes ausser grossen Austritten von Eiinhalt eine starke, wohl durch Contraction des Rindenprotoplasma eingeleitete Furche; bei geeigneter Stromstärke und Dauer blieben die electrischen „Pole" des Eies fast unverändert und die starke Veränderung der Eirinde localisirte sich in der Nähe der Niveaulinien. Dies alles sind Erscheinungen, die ihrer Natur nach an die specifisch vitalen Eigenschaften der Objecte anknüpfen.

Weniger grell gegen den Aequator abstechend war die Polfeldgrenze an den Gehirnblasen der Hühner-, Eidechsen- und Mausembryonen; bei diesen Gebilden sowie bei Gallenblasen konnte ausserdem der Aequator durch lange fortgesetzte Durchströmung unter successiver Verkleinerung zum Verschwinden gebracht werden.

An den Extremitäten der Hühner-, Eidechsen- und Mausembryonen, sowie an der Allantois der beiden ersteren war überhaupt keine scharfe Grenze zwischen Polfeld und Aequator vorhanden, ein Verhalten, welches besonderer Aufklärung bedarf.

3. Ursachen der speciellen Gestaltungen der Polfelder.

Gehen wir nun zur Ursache der speciellen Gestaltverhältnisse der Polfelder und damit auch des zwischen ihnen gelegenen Aequators über, so ist zuerst ein Moment im Zusammenhange zu besprechen, dem wir sowohl an organischen wie an anorganischen Gebilden wiederholt begegnet sind, und welches als Stromschatten bezeichnet worden ist.

a) Stromschatten.

Wir sahen, dass manche Flächen des Intraelectrolyten die Veränderungen nicht in derjenigen Intensität darboten, [**203**] wie sie nach der Dichtigkeit der Stromfäden im homogenen electrischen Felde an der betreffenden Stelle und nach der Richtung der betreffenden Fläche zu den Stromfäden zu erwarten gewesen wären. Auf solche Flächen bezog sich der Ausdruck, dass sie sich im Stromschatten befänden. Unter im „Stromschatten" befindlichen Flächen eines Intraelectrolyten verstehen wir demnach diejenigen Theile seiner Oberfläche, auf welche bei seiner Durchströmung weniger Stromfäden treffen, als nach der Lage der Fläche zu den Stromfäden des homogen gedachten electrischen Feldes ihr zukommen würden.

Nach dieser willkürlichen, jedoch für uns zweckmässigen Definition ist der Stromschatten also durch Ablenkung der Stromfäden aus ihrer Richtung im homogenen Felde bedingt, und zwar entweder in Folge von Anziehung oder Abstossung derselben durch den Intraelectrolyten.

Der Schatten durch Anziehung von Stromfäden besteht in der Vorwegnahme von Stromfäden durch den Electroden näher befindliche Theile eines besser als der Electrolyt leitenden Intraelectro-

lyten, also unter Benachtheiligung der darauf folgenden Theile, so z. B. durch die Ränder und angrenzenden Seitenflächen von Furchen, welche gegen die Electrode gewendet sind, welche also in Richtung des Stromes stehen; wie wir solchen Schatten an derartig orientirten Furchen von Froschembryonen, an der gefalteten älteren Gastrula des Triton und an genügend tief gewölbten Stücken der Vorderhirnblasen des Hühnerembryo gesehen haben. Ferner bekundeten wesentlich denselben Vorgang Froscheier, welche in einer längs des Stromes gerichteten Drahtgabel lagen, sowie das beim Durchströmen des Feldes unverändert gebliebene Stanniolbänkchen innerhalb des Stanniolringes. Ferner zeigt sich dasselbe an den schief zur Stromrichtung liegenden länglichen Gebilden, wie den Gallenblasen der Kaninchen, an den Eiern von Tritonen und Fröschen, welche in eine Glasröhre aspirirt, dadurch stark länglich geworden und durch seitlich daneben liegende Eier schief zur Röhre gestellt waren, ebenso wie an dem schief liegenden Metalldraht. Alle diese behielten beim Durchströmen einen nicht rein seitlich, sondern schief gegen die Electroden gewendeten, wie wir sagten, anscheinend „beströmten" Aequator, [**204**] der also bei gewöhnlichem Verlauf der Stromfäden, wie er im homogenen Felde stattfindet, von ebenso vielen Stromfäden getroffen worden wäre, als die angrenzenden, noch den gleichen Winkel mit der geraden Verbindungslinie beider Electroden bildenden Theile der Polfelder. Trotz dieses gleichen Winkels ist der eine Theil unverändert, weil ihm durch die der Electrode nähere Nachbarschaft die Stromfäden grösstentheils vorher weggesaugt worden sind. Auch die mit dem Abstande von der Anode abnehmende anodische Veränderung der Knollen des Fadens von Aethalium septicum nach der Abbildung Verworn's könnte neben dem auf Seite 721 erörterten Moment auf Vorwegnahme von Stromfäden durch die der Anode näheren Theile beruhen, da die Durchströmung doch wohl in gewöhnlichem Wasser stattfand und das Protist also besser leitete als der Electrolyt. Im Wesentlichen gleichfalls derselbe Vorgang, wenn auch ein wenig modificirt, trat an einer quergestellten Drahtgabel ein; ebenso natürlich auch, als zwei rechtwinkelig zum Strome orientirte, einander nahe, leitend verbundene Platten durchströmt wurden; dabei bekam

keine von beiden an der Innenfläche ein Polfeld, wie es sofort geschieht, wenn die leitende Verbindung unterbrochen wird. Dem ersteren dieser beiden Fälle Aehnliches beobachteten wir im Bereiche des Organischen an den in Wasser durchströmten, geschwächten Morulae des Frosches und Triton, welche zwei Generalpolfelder bildeten. Diese Polfelder nahmen die ganze gegen die Electrode gewendete Seite der Zellen ein und griffen wohl auch ein wenig über die Ränder herum nach der Gegenseite; aber die beiden Begrenzungsflächen der vorhandenen kleinen, seitlich gerichteten Furchen blieben einige Zeit lang unverändert, gleich wie in Richtung des Stromes stehende Furchen, aber unter etwas anderer Vermittelung. Während bei letzterer Stellung in die Tiefe der Furchen keine Stromfäden gelangen, weil die in die Oeffnung der Furche eingetretenen Stromfäden vorher in die beiden Seitenwände übertreten; werden die auf die beiden Aussenflächen der querstehenden Furche resp. Gabel fallenden Stromfäden durch die leitende Verbindung derselben in einander übergeleitet und so die weniger gut leitende Flüssigkeit des Binnenraumes umgangen, resp. die auf der einen Seite [**205**] eingetretenen Stromfäden gehen durch den besser leitenden Verbindungstheil, um erst auf der anderen Seitenfläche wieder auszutreten.

Der Stromschatten durch Abstossung von Stromfäden findet statt, wenn der Intraelectrolyt schlechter leitet als der Electrolyt, da der nicht sehr hoch gespannte electrische Strom entsprechend dem Ohm'schen Gesetz, in der dem relativen Leitungsvermögen entsprechenden Stärke mehr durch den besser leitenden Theil geht. Es blieben daher z. B. an den aus mit Wasser angerührtem Mehlteig gebildeten Kugeln die Polseiten unverändert, und nur am Aequator der Kugel wurden die an der ganzen Oberfläche befindlichen Messingspäne polarisirt. Dasselbe war natürlich der Fall, wenn ein schlechter leitender Körper in Richtung des Stromes vor dem Intraelectrolyten lag, wie Fett vor der Gallenblase, Luftblasen auf der Metallkugel oder Glasbalken vor den Froscheiern. Doch haben die den Electroden näheren, also gegen sie vorspringenden Theile immer noch eine Begünstigung für den Stromfädeneintritt vor den seitlichen Theilen voraus, welche Begünstigung ein ge-

wisses Maass von geringerem Leitungsvermögen zu übercompensiren vermag. Dies sprach sich darin aus, dass in 5%iger Kochsalzlösung die nach unserer Beobachtung schlechter leitende, runde Gallenblase noch grüne „Polfelder“ statt eines grünen „Aequators“ bildete.

Eine etwas schwieriger zu verstehende Art anscheinender Abstossung von Stromfäden haben wir an dem metallischen rechten Winkel gesehen, dessen einer Schenkel normal zum Strome des homogenen Feldes stand und auf der Seite, welche dem in Richtung des Stromes stehenden Schenkel zugewandt war, blank blieb, obgleich die Fläche direct der anderen Electrode zugewendet war. Das Nöthige über diesen Fall ist im vorigen Abschnitte schon gesagt, s. S. 681 u. f. Nach dem Vorstehenden kann noch hinzugefügt werden, dass sich das ganze Verhalten auf den Fall einer Metallgabel reducirt, deren einer Schenkel quer, deren anderer Schenkel in Längsrichtung zum Strome orientirt ist; die das freie Ende des Querschenkels umgehenden, scheinbar abgestossenen Stromfäden sind im Gegentheil von ihrer im homogenen Felde seitlichen Bahn wie durch Anziehung abgelenkte Stromfäden. Hiebei [**206**] braucht das Wort „Anziehung“ nicht im wörtlichen Sinne gedacht zu werden, sondern als abgekürzter Ausdruck dafür, dass durch das Convergiren der benachbarten Stromfäden gegen das Metall die Bahn im Electrolyten zum Theil frei wurde, und daher seitliche Stromfäden in diesen Theil einbogen.

Wir haben noch Thatsachen kennen gelernt, welche auf eine weitere Art des Stromschattens im Sinne unserer Definition hinzuweisen scheinen, auf einen Stromschatten in Folge localen Verbrauches oder localer Abschwächung von Stromfäden durch eine Arbeitsleistung; so z. B. die geringe Veränderung von Eierstockeiern, welche durch benachbarte, der Electrode näher stehende, aber entsprechend vorspringende Eier von der directen Bestrahlung durch diese Electrode ausgeschlossen sind und anscheinend nur die Stromfäden erhalten, welche schon das davor gelegene Ei passirt haben; ferner die Beobachtung, dass zwei zusammengebundene und quer zur Berührungsfläche durchströmte Gallenblasen an diesen Flächen erst erheblich später sich verändern, als an den direct bestrahl-

ten Aussenflächen, eine entsprechende Beobachtung auch an zusammengedrängten Froschembryonen. Eine solche Erklärung dieser Thatsachen würde jedoch dem Gesetze, dass jede locale Stromschwächung alle Querschnitte der ganzen Strombahn in gleicher Weise afficirt, widersprechen; es wird daher eine andere Erklärung der bezüglichen Erscheinungen zu suchen sein.

Wohl nicht durch Stromschatten bedingt war das Ausbleiben der Veränderung an der Fläche der „platt" ausgebreiteten Keimscheibe des Hühnchens. Diese Fläche lief einfach parallel den Stromfäden des homogenen Feldes, und in Folge der nur geringen Leitungsdifferenz convergirten seitlich von ihr verlaufende Stromfäden nicht in genügender Anzahl gegen sie, um die Reizschwelle zu überschreiten.

b) Bestimmung der Richtung der Grenzlinien der Polfelder.

Nach diesen Erörterungen können wir zu einer kurzen Besprechung der Richtung der Grenzlinien der Polfelder zu den Niveauflächen des „umgebenden", homogenen, d. h. in sich allenthalben gleich leitenden electrolytischen Feldes übergehen.

An unserem ersten Untersuchungsobjecte, den Froscheiern, hatte sich gezeigt, dass die Grenzlinien der Polfelder gegen den [**207**] Aequator den Richtungen der Niveauflächen des umgebenden electrolytischen Feldes entsprechen; und diese Uebereinstimmung hätte leicht zu einer falschen Verallgemeinerung verführen können. Doch die an länglichen, schief zu den Stromlinien stehenden Gebilden, wie Gallenblasen und Embryonen, beobachteten Abweichungen der Polfeldergrenzen von diesen Niveauflächen wiesen auf den wahren ursächlichen Zusammenhang hin; zumal da bei der Stellung dieser Gebilde mit der Längsaxe in Richtung der Stromlinien oder rechtwinkelig dazu die Polfeldränder wieder annähernd die Niveauflächenrichtung erlangten. Dadurch wurde klar, dass die Lage und Richtung des Aequators sowohl von der „Gestalt" des Intraelectrolyten wie von der „Lage" desselben zur Richtung der Stromfäden abhängig ist.

Dass jede Wirkung an einem in sich homogenen Intraelectrolyten, welche sich auf ihm begrenzt, mit einer „äquipotentialen Grenze“ des „Intraelectrolyten“ abschliessen muss, ist selbstverständlich. Es bleibt also blos übrig, uns auf elementarste Weise eine Vorstellung darüber zu bilden, warum diese äquipotentialen Linien des Intraelectrolyten bei „Kugelgestalt“ desselben sowie bei einigen anderen Formen zugleich die Richtung der äquipotentialen Flächen der betreffenden Stelle des „umgebenden“ homogenen Electrolyten besitzen, und warum dies bei den abweichenden Gestaltungen nicht der Fall ist.

Wir nehmen an, der in einem runden homogenen electrolytischen Felde, dessen schmale Electroden am Rande einander gegenüberstehen, liegende Intraelectrolyt sei so klein, dass die Stromdichte in seinem Bereiche allenthalben wesentlich die gleiche sei; und ferner, zunächst wenigstens, dass der Intraelectrolyt das gleiche Leitungsvermögen besitze als der Electrolyt. Alsdann werden die Stromfäden durch ersteren nicht abgelenkt. Die einen kugeligen Intraelectrolyten tangirenden Stromfäden bilden mit ihren Berührungspuncten dann nicht blos für den Intraelectrolyten eine äquipotentiale Linie, weil sie die Linie allenthalben gleich minimaler, nämlich keiner Wirkung darstellen; sondern, da aus geometrischen Gründen diese Tangentenlinie eine rechtwinkelig zu den betreffenden Stromfäden stehende Linie ist, ist sie zugleich auch eine [**208**] äquipotentiale Linie für das homogene electrolytische Feld. Die letztere Annahme trifft zwar genau blos für ein aus parallelen Strahlen gebildetes sowie für ein concentrisches Strahlenbündel zu, dessen Symmetrie-Axe durch den Mittelpunct der Kugel geht, also eigentlich blos für Kugeln, die in der mittleren, geraden Verbindungslinie der Electroden gelegen sind; jedoch werden auch an den seitlich im Stromfelde stehenden Kugeln die Abweichungen so gering sein, dass sie an den uns angehenden Objecten, den Froscheiern, nicht wahrnehmbar sind. Auch die durch den Umstand, dass die Froscheier nicht genau kugelig sind, bedingten Abweichungen werden kaum festzustellen sein. Da der Aequator die Zone geringster Veränderung, die Tangirungslinie aber die Linie ohne Einwirkung ist, so wird bei

symmetrischer Lage der Kugel zu beiden Electroden die Tangirungslinie die Mittellinie des Aequators darstellen. Die durch andere Stellung der Eier bedingten Abweichungen werden immer nur sehr klein sein. Dagegen waren die durch die mangelnde Homogeneität der Eier hervorgebrachten Abweichungen so erheblich, dass wir sie mit Leichtigkeit wahrnehmen konnten. Da diese sich jedoch auf die obere Hemisphäre beschränkten, so erhielten wir bei der Betrachtung der Schalen mit Eiern von unten das Bild anscheinend vollkommen äquipotentialer Curven.

Dieselbe Ableitung gilt natürlich auch für die Tangentenlinie eines länglichen oder platten Rotationskörpers, dessen Axe in Richtung eines Stromfadens steht, und ferner wie für die Tangentenlinie annähernd auch für die übrigen Linien gleichen Potentials. Verlaufen die Stromfäden der Stelle des Feldes nicht gerade, so bedingt dies natürlich wiederum kleine Abweichungen. Leitet der Intraelectrolyt besser als der Electrolyt, so zieht der so orientirte Rotationskörper die Stromfäden an, aber allerseits in fast gleicher Weise; die Tangirungslinie bleibt somit dieselbe, ebenso die Richtung der äquipotentialen Linien des Rotationskörpers.

An länglichen, aber schief zu den Stromlinien stehenden Rotationskörpern und an unregelmässig gestalteten Gebilden dagegen zeigten sich augenfällige Abweichungen zwischen den äquipotentialen Linien des Intraelectrolyten und denen des Electrolyten, welche nicht blos durch Abweichungen der [**209**] Tangirungslinie bedingt waren, sondern durch die ungleiche Stromdichte an den verschiedenen Stellen des Feldes; diese Abweichungen wurden noch durch die Spitzenwirkung in dem Maasse verstärkt, dass z. B. an langen schief im Stromfeld stehenden Gallenblasen oder Embryonen jedes Polfeld weit über das der Electrode zugewendete Ende der Blase, also auch über die Tangirungslinie herübergreift und der an diese Stelle angrenzende Theil des Aequators der entgegengesetzten Electrode zugewendet, also scheinbar von ihr aus stark bestrahlt ist.

Wir haben alle die an den organischen Gebilden beobachteten Verschiedenheiten in der Localisation des Aequators an metallenen Intraelectrolyten in genügendem Maasse nachgemacht, um zu sehen,

dass in den *Richtungsverhältnissen des Aequators nichts den lebenden Körpern als solchen Eigenthümliches vorliegt.*

c) Ursachen der Unterschiede in der Localisation der Polfelder bei Metallen und den lebenden Körpern.

Besprechen wir nun die Ursachen der Hauptunterschiede zwischen dem Verhalten der Metalle und der lebenden Körper in der Localisation der Polfelder, so sind sie auf folgende Momente zurückzuführen:

Erstens auf das vielmal bessere Leitungsvermögen der Metalle als das der organischen Körper. Dies bedingt, dass bei den Metallen die Stromfäden sowohl ausserhalb des Intraelectrolyten wie auch eventuell innerhalb desselben andere Bahnen einschlagen. Von viel grösserer Entfernung her convergiren die Stromfäden gegen den metallischen Intraelectrolyten, werden also in viel höherem Maasse von ihrer Richtung abgelenkt. So wurden bei den Metallen auch die in der Richtung von nicht abgelenkten Stromfäden stehenden Seitenflächen bis auf einen schmalen Aequator verändert, während bei der platten Keimscheibe des Hühnchens nur die polwärts gewendeten Ränder eine Trübung zeigten, die Seitenflächen aber unverändert blieben. Und bei gerundeten organischen Gebilden treten so wenig Stromfäden an den seitlichsten Theilen ein, dass die grosse Breite des daselbst befindlichen unveränderten Aequators schon wesentlich darauf, in Verbindung mit dem Moment der Reizschwelle, zurückführbar erscheint.

Die Verschiedenheit der Bahnen innerhalb des Intraelectrolyten ist manchmal von noch grösserer Bedeutung. Berührten sich zwei in Richtung des Stromes hinter- [**210**] einander liegende Metallkugeln leitend, so bekam jede blos ein gegen die Electrode gewendetes, über die Hälfte der Kugel einnehmendes Polfeld, und die gegen einander gewendeten Flächen stellten den Aequator dar. War dagegen eine Gallenblase durch Unterbindung in zwei, den Kugeln ähnlich gestaltete, substanziell aber continuirlich verbundene Abschnitte zerlegt, so bekam gleichwohl jeder Abschnitt zwei Polfelder und seinen eigenen Aequator.

Dieser scheinbar fundamentale Unterschied beruht jedenfalls darauf, dass bei den Metallkugeln alle aussen auffallenden Stromfäden möglichst weit durch die metallene Verbindung als den leichteren Weg gehen, auch wenn sie noch so dünn ist; während bei den Gallenblasen, da deren Substanz nicht viel besser leitet als der Electrolyt, dies nur die der Verbindung beider kugeligen Theile nächsten Stromfäden thun, die entfernter davon befindlichen aber an der anderen Seite der Kugel wieder aus- und in den, beide Kugeln trennenden Electrolyten ein- und aus diesem in die andere Kugel übertreten, so dass an beiden einander zugewendeten Flächen auf's Neue die specifische Wirkung stattfindet.

Auf dieselbe Weise erklären sich auch die *an Embryonen*, welche in der Mitte eingeschnürt sind, beobachteten *zwei Aequatoren*, die durch *ein drities ringförmiges Polfeld* von einander gesondert sind, desgleichen die *Specialpolarisation der gesondert vorspringenden Gehirnblasen.*

Die weiteren Unterschiede der Localisation der Veränderungen knüpfen vermuthlich an specifisch vitale Eigenschaften der Organismen an; so vielleicht die stärkere Affection des Frosch- und Tritoneies in der „Umgebung“ des Poles als an diesem selber, sofern hierbei nicht die stärkere „Brechung“ der Stromfäden an den seitlichen Theilen wesentlich mit betheiligt ist; ferner der Uebergang der Specialpolarisation zur Generalpolarisation der Morulae, in Gleichem wie die specifische Natur der Reactionsweise selber. Die vitalen Eigenschaften kamen auch einige Mal schon bei der abnormen Abgrenzung der Polfelder in Betracht, siehe S. 550 und 568.

4. Zusammenstellung der beobachteten specifischen Reactionsweisen der lebenden „embryonalen“ Objecte auf den electrischen Strom.

Wenn wir nun zur Besprechung der specifischen Reactionsweisen der lebenden „embryonalen“ Substrate übergehen, so fehlt uns für deren Beurtheilung, noch mehr als [**211**] für die Localisation der Veränderungen, die Kenntniss des inneren Verhaltens

der Gebilde, weshalb wir uns jetzt nur zusammenfassende Vorstellungen, aber keine Erklärung der Vorgänge bilden können.

Bei den noch ungetheilten befruchteten Frosch- und Tritoneiern war ausser der grauen Verfärbung der Rinde der Polfelder und der Anhäufung von Pigment an den Niveaulinien ein die erstere Verfärbung wesentlich mitbedingender Durchtritt von Zellinhalt durch die Rinde in diffuser Weise oder, wie an den Niveaulinien, respective bei sehr schwachem Strom auch an den auf die Pole beschränkten kleinen Polfeldern, in Form grösserer oder kleinerer Tropfen wahrnehmbar. Ausserdem fand eine irreparabele Contraction des Protoplasmas in den Niveaufurchen unter geringer Näherung derselben gegen einander mit gleichzeitiger Erniedrigung des Aequators und Erhöhung der oberen Ränder der Polabschnitte statt. An unreifen Eiern dieser Thiere entstand auf dem hellen Nahrungsdottertheil keine Verfärbung der Polfelder, sondern blos eine weisse, wie eingeritzte Niveaulinie. An den Frosch- und Tritoneiern gingen auch im Bereiche des Aequators Veränderungen, besonders der Pigmentvertheilung vor sich, theils indem das Pigment sich in Richtung von Polmeridianen des Eies oder meist zu einer dunklen mittleren Gürtellinie des Aequators ordnete.

Bei den noch ungetheilten befruchteten Fischeiern erfolgte zunächst eine vielleicht auf Contraction des Protoplasmas beruhende Ansammlung des Haupttheiles des Protoplasmas an einer nicht durch den Strom bestimmten Seite des Nahrungsdotters; die auch bei diesen Eiern entstehenden beiden Einschnürungen an den Grenzen der Polfelder folgten blos dann den Niveauflächen des umgebenden Mediums, wenn die Eiaxe zufällig selber in einer solchen Fläche oder rechtwinkelig zu ihr lag. Anderenfalls zeigte sich eine Tendenz dazu, dass die von der Keimscheibe ausgehenden beiden Einschnürungen sich möglichst parallel der Eiaxe auch auf den Nahrungsdotter fortsetzen; derart jedoch, dass bei Schiefstellung der Eiaxe gegen die Stromrichtung die Einschnürungen sowohl von der Richtung der Niveauflächen wie von der parallelen Richtung zur Eiaxe abweichen. Es ist also vollkommen deutlich,

dass das Fischei nicht gleich dem Froschei fast „homogen“ gegen den Strom sich verhält, sondern dass ein fester Mechanismus vorliegt, der die [**212**] Richtung der durch den Strom veranlassten Contractionen beeinflusst. Die durch die Schnürfurchen abgegrenzten „Polabschnitte“ werden trüb. Bei Stellung der Eiaxe in Richtung des Stromes waren diese Trübungen wieder in Richtung der Niveauflächen begrenzt und lagen manchmal beide in dem kleinen Bereiche des Bildungsdotters. Auch bei den Fischeiern wurde Substanz, jedoch nur sehr wenig, im Bereiche der Polfelder und blos in feinster Vertheilung aus der Oberfläche hervorgetrieben.

An den noch durchscheinenden Eierstockseiern des Frosches wurden, wie bei den Eiern des Fisches, wie es schien, nicht blos die „Polfelder“, also die oberflächlichen Theile, sondern allmählich die ganzen „Polabschnitte“ trüb.

An den in Zellen getheilten Eiern fand sich wesentlich dieselbe Art der Veränderung; nur sprach sich dabei ein Gegensatz zwischen dem Verhalten isolirter Zellen und noch im Verband der Morula oder Blastula befindlicher Zellen aus. Erstere platzten an den beiden Polen auf, also ähnlich den lange Zeit mit sehr schwachem Strom durchströmten ungetheilten Eiern. Die nicht isolirten, noch im Morula-Gastrulaverbande befindlichen Zellen dagegen bildeten Polfelder, die mit ihren Niveaulinien der äusseren Ansicht nach weniger um den eigenen Zellpol, als vielmehr um den nächsten electrischen Pol des ganzen Eies centrirt waren und dann längs der Niveaulinien aufplatzten.

Man kann sich zur Erklärung vorstellen, dass die isolirten Zellen zu einer Polfeldbildung keine Gelegenheit erhalten, weil sie sogleich an den Polen, als an den stärkst afficirten Stellen aufplatzen, wonach bei der Contraction des Rindenprotoplasmas der Inhalt aus diesen beiden Oeffnungen sich entleeren musste, so dass er nicht mehr diffus durch die Zellrinde gepresst werden konnte und diese selber auch nicht mehr an einer Niveaulinie aufzuplatzen in der Lage war; letzteres zugleich noch deshalb, weil durch die beiden ausgetretenen Protoplasmamassen die Stromfädenvertheilung alterirt und die Gegend der sonstigen Niveaufurchen auf diese verlegt wurde.

Wir haben an Extraovaten der Frosch- und Tritoneier, sowie an mit dem Messer hergestellten Theilen des Dotters des Fischeies gesehen, dass die der Rinde beraubten Eitheile keine Polfelder und auch keine Niveauring-Contraction bilden. Die natürliche Rindenschicht dagegen ist sehr contractil; denn die Umschlies- [**213**] sungsschicht der isolirten Blastulazellen des Tritons konnte sich bei der Entleerung ihres Inhaltes fast um $^{99}/_{100}$, ohne Falten zu bilden, zur Umschliessung des geringen Inhaltsrestes verkleinern.

An durchströmten Gastrulae des Triton wurde schon ohne Microtomirung, durch Zerzupfen erkannt, dass Zellen derart polarisirt waren, dass sie einen gegen die Eioberfläche gewendeten hyalin-protoplasmatischen und einen inneren dotterkörnerreichen Polabschnitt besassen.

An jungen Froschembryonen wurde im Bereiche der Polfelder Abfall des Epithels in einzelnen, gerundeten Zellen an älteren Embryonen in zusammenhängenden Fetzen beobachtet. An den durchscheinenden Embryonen des Fisches, der Eidechse, des Huhns und der Maus war auch bipolare Trübung an inneren Organen, besonders am Gehirn, aber auch am Entoblast, an den Urwirbeln und am Herz von aussen wahrnehmbar. Die nachfolgende microscopische Untersuchung muss erst das Genauere über diese Veränderungen ergeben.

An dünnwandigen Gallenblasen aller Wirbelthierklassen wurde, wie durch den Gleichstrom so auch durch den Wechselstrom im Bereiche des Polfeldes sofort eine starke Diosmose hervorgerufen, welche vielleicht durch eine Tödtung oder Schwächung der die Blase auskleidenden Epithelien eingeleitet wird.

An den angrenzenden Rändern des Aequators der Gallenblasen dagegen wurde die Diffusibilität bei geeigneter Stromdichte derart herabgesetzt oder aufgehoben, dass diese Linien bei einer zweiten, sie direct bestrahlenden Durchströmung gleichwohl in ihrer Farbe unverändert blieben, was an ein gleiches Verhalten derselben Linien bei Messingkugeln und Kupferplatten erinnerte. Es liegt nahe, dies Verhalten auf einen zwischen dem primären und

secundären Polfeld sich bildenden Polarisationsstrom zurückzuführen; derselbe müsste allerdings sehr stark sein, um selbst an der Stelle stärkster Bestrahlung die Veränderung verhindern zu können; doch deutet die Rückgängigmachung schon vorhandener Veränderungen bei der auf der Kupferplatte beobachteten Wanderung dieser Linie, auf einen complicirteren Zusammenhang hin; und dafür spricht auch die an den Gallenblasen gemachte Beobachtung, dass diese Linien selbst durch Erwärmen der Gallenblase auf 50° C. nicht mehr diffusibel zu machen sind.

[**214**] Ehe wir zu dem letzten, schwierigsten Abschnitte der uns obliegenden Erörterung übergehen, wollen wir einen Ueberblick über das Allgemeine der bisherigen Ergebnisse werfen.

Wir haben gefunden, dass lebendes „embryonales" Material von Wirbelthieren in deutlich sichtbarer Weise mit structurellen und gröberen formalen Veränderungen auf den electrischen Strom reagirt.

[Wir können sagen:

> Die lebende Zellleibsubstanz der frühen Entwickelungsstadien der Wirbelthiere besitzt eine starke, zum Theil eigenartige, Reactionsfähigkeit auf electrische Einwirkungen, auf Gleichstrom, Wechselstrom und auf die Schläge der Leydener Flasche (s. S. 657), welche den Zellen des älteren Thieres nicht mehr zukommt, welche aber bei den Protisten und bei Coelenteraten (Hydra) während des ganzen Lebens sich findet.]

Die specifische Natur dieser Veränderungen bedarf noch vielfacher Aufklärung.

[Der allgemeinste Charakter des beobachteten Verhaltens bestehtin sehr geringer Widerstandsfähigkeit dieses embryonalen Materiales gegen den electrischen Strom (Wechsel- und Gleichstrom) an den Ein- und Austrittsstellen desselben bei wässeriger Umgebung. Bei trockner Durchströmung war die Reaction gering oder blieb ganz aus. Die allgemeinste Reaction bestand in deletärer

Veränderung, an den durchscheinenden Objecten in Trüb- und Hartwerden des Zellleibes auf den Polseiten der Gebilde.

Aehnliche deletäre Wirkung des electrischen Stromes wie hier an den Eiern und Embryonen von Wirbelthieren wurde von Kühne und später von Verworn an den Protisten beobachtet und findet sich bei diesen Organismen während des ganzen Lebens; bei den Wirbelthieren dagegen war solches Verhalten im Erwachsenen von dem Epithel der Gallenblase abgesehen nicht mehr nachweisbar.

An unserem Eimateriale zeigten sich aber noch allerhand Besonderheiten, welche von besonderen Eigenschaften des Substrates abhängen müssen: Durchtritt von Eiinhalt durch die Eirinde an den Ein- und Austrittsstellen des Stromes, typisch localisirte Pigmentwanderungen (Anhäufung des Pigmentes an der Grenzlinie der Polfelder, ferner in der Mitte des electrischen Eiäquators und bei sehr schwachem Strom die Bildung von Pigmentstreifen an dem alsdann breiten Aequator in Richtung von Polmeridianen des Eies), und localisirte Contraction an der Grenze des Polfeldes gegen den Aequator; diese Veränderungen fanden nur an mit Eirinde bedeckten Stellen statt, waren aber nicht an Vorhandensein des ganzen Eies gebunden, sondern entstanden auch an Stücken desselben, waren also ganz locale Vorgänge. Diese Gruppe von Veränderungen bildete die Veranlassung für die Einführung der besonderen Bezeichnung der „*morphologischen Polarisation*“, welche dann aber auch auf die später gefundenen, anderen polar localisirten, bleibenden, deletären Veränderungen mit angewandt wurde.

An Embryonen kommen dazu die Quellungen der Gehirnblasenwandung im Wechselstrom und Gleichstrom, welche zur Bildung von in Richtung des Stromes gelegenen Wülsten führte und ähnliche Veränderungen an der secundären Augenblase.

Von ganz besonderer physiologischer Dignität scheinen weiterhin *die Thatsachen der „Specialpolarisation“* der Zellen lebenskräftiger getheilter Eier und der „*Generalpolarisation*“ geschwächter getheilter Eier zu sein; *sie sind wohl des eingehendsten Studiums der Physiologen werth.*

Ausserdem wurden auch besondere Beeinflussungen physiologischer Gestaltungsvorgänge wahrgenommen, so in den Kernen (s. S. 598 und 631), im Zellleib (s. S. 621, 631)].

Die Veränderungen boten alle polare Localisation dar, d. h. sie waren auf die Polseiten der Gebilde beschränkt. Zu der ihrer Qualität nach schon dauernden, „morphologischen Natur der Veränderung“ kam also noch eine typische Localisation dieser Veränderungen.]

5. Bedingungen der beobachteten polaren Reactionen der lebenden Objecte.

Diese Localisation war theils abhängig von der Gestalt der untersuchten Gebilde, in erster Linie aber von der Versuchsanordnung, nämlich von der „intraelectrolytären“ Durchströmungsweise; denn diese allein machte es möglich, dass die Gestalt der Körper so zur Geltung kommen konnte, dass geradezu eine von der Gestalt und Leitungsfähigkeit der Gebilde abhängige *„Selbstgestaltung der Ein- und Austrittstellen“* des Stromes stattfand.

Dieselbe Anordnung war auch bei den Versuchen Kühne's und Verworn's an Protisten angewendet worden, worauf die Uebereinstimmung in der Localisation der von ihnen beobachteten Wirkungen mit den obigen beruht[1]).

Fand dagegen keine vollkommene Eintauchung statt, wie wir das bei einer Gallenblase gesehen haben, oder war der Eintritt von Stromfäden aus dem Electrolyten gehindert, wie an den Berührungsstellen der Intraelectrolyten mit dem Boden oder der Seitenwand des Glasgefässes, so blieben auch die betreffenden Stellen unverändert, obgleich sie selbstverständlich vom Strome durchflossen wurden. Bei den gewöhnlichen physiologischen Versuchen mit Auflegen des Objectes auf die Bäuschchen oder mit Aufsetzen der unpola- [**215**] risirbaren Electroden auf das Object wird die Ein- und Austrittstelle des

[1]) Es kann vielleicht als zweifelhaft erscheinen, ob es den genannten Autoren schon ganz bewusst war, dass das Besondere der auch von ihnen beobachteten polaren Localisation der Reaction der Protisten durch die hier angegebenen Componenten bedingt ist.]

Stromes vom Experimentator bestimmt; und nur von diesen Puncten aus kann sich der Strom noch innerhalb des Objectes in bestimmter Weise vertheilen, aber immerhin noch zum Theil ähnlich wie in der Wasserschale.

L. Hermann hat hervorgehoben, dass Muskeln und Nerven aus Fäden, umgeben von indifferenten Leitern, bestehen, und hat daraus die von ihm zur Erklärung der Wirkung des electrischen Stromes herangezogene innere Polarisation abgeleitet. Da auch das Protoplasma wässerige Flüssigkeit, das Paraplasma, zwischen seinen Fäden, Häutchen oder Körnchen enthält, so sind also alle auf den electrischen Strom reagirenden lebenden Substrate in gewissem Maasse selber als „Intraelectrolyten" zu betrachten.

Die Selbstbestimmung der Eintrittsstellen der Stromfäden durch die Objecte ist, wie oben dargethan wurde, um so grösser, je grösser die Leitungsdifferenz von Electrolyt und Intraelectrolyt ist, und dabei bis zu einem gewissen Grade auch, je grösser die vom Electrolyten eingenommenen Zwischenräume zwischen benachbarten reagirenden Intraelectrolyten sind.

Verhalten der lebenden Objecte bei „nicht intraelectrolytärer" Durchströmung.

Um zum Ueberfluss das Verhalten embryonalen Materiales bei nicht intraelectrolytärer Durchströmung direct zu beobachten, setzte ich an frei, ohne Flüssigkeit in einer Glasschale liegende junge Hühnerembryonen die Nadelelectroden direct auf; es entstand, wie zu erwarten, blos an der Berührungsstelle der Anode und danach in der Umgebung derselben weisse Trübung, die sich allmählich weiter ausbreitete, und, wie der nachher gemachte Durchschnitt zeigte, auch in's Innere eingedrungen war und alle anwesenden Organe, aber die verschiedenen Organe in nicht ganz gleicher Stärke und nicht ganz gleicher Ausdehnung von der Electrode aus, weisslich getrübt hatte.

Da wir bisher gesehen haben, dass diese Wirkung nur an der Berührungsstelle der reagirenden Substanz mit einem Electrolyten stattfindet, so ist aus diesem Eindringen in's Innere zu schliessen,

dass die in unserem Sinne polarisirte (getödtete) organische Substanz sich gegen noch unpolarisirte lebende wie ein Electrolyt verhält; und andererseits, dass *die noch unveränderte, lebende Substanz keinen Electrolyten in dem Sinne, dass er zur Veranlassung unserer morphologi-* [**216**] *schen Reactionen ausreichte, darstellt oder auch nur einen solchen enthält, trotz des Paraplasmas,* welches allenthalben sich findet und leicht dafür zu halten wäre. An der Kathode fand so starke Gasentwickelung statt, dass man erst nach dem Aufhören der Durchströmung und Wegspülung der Blasen das Feld besichtigen konnte; es war heller, durchscheinender und weicher geworden und dehnte sich gleichfalls in's Innere des Embryo aus; an den Gehirnblasen aber wurden die innersten Theile der Wandung etwas trüb.

Danach wollte ich prüfen, ob vielleicht dieses Verhalten der Hühnerembryonen keine vital vermittelte Reaction, sondern auf Seite der Kathode blos kataphorische Wirkung und auf Seite der Anode Gerinnung sei, ob sie also Veränderungen darstellen, wie sie auch an todten organischen Substanzen vorkommen, zumal da das anodische weisse Feld durch Aufsetzen der Kathode wieder hell durchscheinend wurde. Um zu ermitteln, ob die beobachtete Reaction an das Leben der Gewebe gebunden sei, legte ich ein Stück des vorigen Embryo drei Minuten lang in $^1/_2$ %ige Kochsalzlösung von 50° C. um es zu tödten, und durchströmte es dann in derselben Richtung als früher; er wurde an der Anode noch weiss, aber reagirte viel träger. Daher verstärkte ich die Wirkung der Wärme durch drei Minuten langes Erwärmen eines anderen frischen Embryo auf 60° C., wodurch derselbe schon ein wenig trüb wurde; beim Durchströmen trübte sich sodann auf den Anodenseiten, aber nur sehr langsam, das Innere der Embryo; während eine Oberflächenschicht von etwa 0,7 mm Dicke nicht mehr trüber, sondern im Gegentheile hell durchscheinend wurde. Dies deute ich so, dass die zunächst erwärmte oberflächliche Schicht vollkommen getödtet worden war und daher ihre Reactionsfähigkeit verloren hatte, während die tieferen Theile nur noch schwach reagirten. Zu weiteren Versuchen waren wegen der Jahreszeit keine Embryonen mehr zu erlangen.

Um dies an Embryonen bei directer Aufsetzung der Electroden beobachtete Verhalten mit dem Verhalten *erwachsener Organe* zu vergleichen, wurden die Electroden desselben, nicht starken galvanischen Stromes auf die Muskeln, den Darm, die Leber des erwachsenen Frosches aufgesetzt; es entstand jedoch keine, mit der an den Embryonen [**217**] beobachteten, vergleichbare Trübung; und desgleichen blieb eine entsprechende Reaction aus bei gleicher Anwendung des mindestens dreimal stärkeren Wechselstromes, welcher bei geringem Electrodenabstand nur durch starke Erwärmung allmählich eine Trübung, Gerinnung hervorbrachte.

Beim Durchströmen der Gallenblasen des erwachsenen Frosches jedoch entstand bei directem Aufsetzen der Drahtelectroden an der Anode ein allmählich auch auf deren Umgebung sich ausdehnender hellgrüner Fleck, aber blos, wenn wässerige Flüssigkeit, so auch schwache Kochsalzlösung, an der Berührungsstelle sich vorfand; wenn dies nicht der Fall war, so bildete sich blos ein trockener, dunkler Fleck.

Diese Versuche haben also die Annahme, dass die in den Abschnitten I—IV mitgetheilten Localisationen der electrischen Wirkung durch die intraelectrolytäre Versuchsanordnung bedingt sind, auf's Neue bestätigt.

Wenn wir diese und die früheren Beobachtungen zusammennehmen, so kann wohl kein Zweifel bestehen, dass den genannten Eiern, Embryonen und den Gallenblasen eine besonders leicht eintretende, zum Theil eigenartige Reactionsfähigkeit auf den electrischen Strom zukommt, sowie dass der Ort und die Gestalt dieser durch den Strom veranlassten polaren Veränderungen von der Eintrittsstelle resp. (Austrittsstelle) der Stromfäden in das noch lebende Substrat abhängig ist, und dass die Wirkungsfähigkeit an die Berührung mit einem Electrolyten gebunden ist.

Es ist ferner zu vermuthen, dass die bezüglichen Veränderungen nur an der „Oberfläche" der „lebenden" Substanz vor sich gehen und erst nach dem Absterben der Oberflächenschicht sich bei einigen Gebilden auch auf die nächst tiefer liegende Schicht und so fort in die Tiefe ausdehnen können.

Wenn sich somit ergeben hat, dass diese so auffällig gestaltete Localisation der beobachteten Veränderungen nichts den betreffenden Objecten Specifisches, sondern eine Folge der Versuchsanordnung und der Gestalt der Versuchsobjecte war, so *treten diese doch immer polar localisirten Veränderungen, sowohl durch ihre morphologischen Charaktere, als: Pigmentwanderung, Extraovate, grobe Trübungen und durch ihre Beschränkung auf eine „Oberflächenschicht“ oder wenigstens durch* [**218**] *ihr Ausgehen von derselben unter Freilassen mindestens einer Aequatorscheibe in einen* Gegensatz zu der von Peltier 1834 entdeckten und von du Bois-Reymond und L. Hermann u. A. weiterhin untersuchten *inneren Polarisation thierischer Gebilde*, welche nicht sichtbar ist und sich auf die inneren Oberflächen der lebenden Theile, angeblich im ganzen Bereiche der durchflossenen Strecke ausdehnt.

Um sie von letzterer Polarisation zu unterscheiden, habe ich die Entstehung dieser neuen polaren Veränderungen nach dem einen ihrer unterscheidenden Hauptcharaktere als *„morphologische“ Polarisation* bezeichnet.

Es muss den Physiologen überlassen bleiben, die Ursache nachzuweisen, warum die beschriebenen Veränderungen nur von der „Oberfläche“ ausgehen, obgleich im Inneren der lebenden Gebilde ebenfalls Gelegenheit sowohl zur Abscheidung von Jonen, welche nach Bernstein als das die Veränderungen vermittelnde Agens anzusehen sind, wie zur Brechung von Stromfäden gegeben ist; so dass in Folge dessen *die Zelle trotz solcher inneren Structur nur von „aussen“ her* und somit als *„einheitliches Ganzes“ entsprechend ihrer äusseren Gestalt polarisirt wird.* Es ist ferner zu erforschen, worin die specielle Natur der Veränderungen und der Mechanismus derselben besteht.

So weit es richtig ist, dass beim electrischen Durchströmen carcinomatöser Körpertheile gerade die *Carcinomzellen* alterirt werden und absterben, kann man auf Grund der vorstehenden Versuchsergebnisse darin *eine Bestätigung ihrer* von Virchow und Cohnheim vermutheten *embryonalen Natur*

erblicken; eine Annahme, welcher ich eine weitere Unterlage gegeben habe, indem ich mehrfach in Embryonen Zellen, welche abnormer Weise auf viel niederer Stufe der Differenzirung als die der Umgebung stehen geblieben und nicht an das umgebende Gewebe morphologisch angeschlossen waren, an den verschiedensten Stellen aufgefunden habe (s. S. 496 Anm. u. I, S. 302).

6. Ursachen der **Specialpolarisation** der Zellen des Eies.

Es erübrigt zum Schlusse, uns eine Meinung über das zweifache Verhalten des schon in mehrere Zellen getheilten [**219**] Frosch- und Tritoneies, über die an diesen Gebilden beobachteten beiden verschiedenen Localisationen der polaren Reactionen auf den electrischen Strom zu bilden.

An der *lebenskräftigen* Morula, Blastula und jüngeren Gastrula bildete *jede einzelne Zelle ein besonderes „Specialpolfeld“*, respective deren *zwei*, und einen eigenen *„Specialäquator“* (s. S. 591 und 611).

An der *geschwächten* Morula oder Blastula dagegen entstanden zwei grosse *„Generalpolfelder“* am ganzen Ei, die einen über die Aequatorgegend des ganzen Eies weggehenden *„Generaläquator“* begrenzten. (Ueber ein etwaiges bezügliches, zweifaches Verhalten auch der älteren Gastrula und der Embryonen liegen genügende Beobachtungen zur Zeit nicht vor; doch schien es, dass bei letzteren die oberflächlichen Zellen durch Contraction gerundet und ausserdem zur Abscheidung von Flüssigkeit (Schleim?) angeregt wurden; bei älteren Gastrulae wurde sowohl Zellcontraction, siehe S. 615, sowie auch Zell-Polfeldbildung gleich wie an der jüngeren Gastrula beobachtet, siehe S. 614.)

Es ist die Frage, was jede der beiden obigen, an denselben Objecten vorkommenden verschiedenen Reactionsweisen bedeutet, und worin die Verschiedenheit, ja Gegensätzlichkeit derselben ihren Grund hat.

Bei der Generalpolarisation verhält sich das in viele Zellen zerlegte Ei wie das ungetheilte Ei; bei der Specialpolarisation der einzelnen Zellen dagegen reagirt jede Zelle des Eies

für sich. Fragen wir zunächst, worauf das letztere Verhalten beruhen kann.

Die Zellen der Morula und Blastula sind normaler Weise jede für sich nach aussen convex gewölbt. Es war daher mein erster Gedanke, dass dieses Moment vielleicht wesentlich zu dem Effecte beitrage; und da bei Schwächung des Eies durch längere Durchströmung die Zellen sich abplatten, bevor dann die Generalpolarisation des Eies eintritt, schien diese Annahme sich zu bestätigen; diese wechselnden Gestaltverhältnisse schienen also eine ausreichende Erklärung für den Wechsel der Reaction zu geben.

Um diese Auffassung zu prüfen, wurden mehrere Experimente gemacht.

Ich fand zwei ungetheilte Eier, welche abnormer Weise eine grosse Furche gebildet hatten, die einen gewölbten, zungen- [**220**] förmigen Theil des Zellleibes unvollkommen absonderte. Diese Eier wurden sogleich in einer Richtung durchströmt, welche den Zungenlappen gegen eine Electrode wendete. Obgleich nun dieser Lappen durch eine Furche abgeschnürt und durch in sie eingedrungene Flüssigkeit vom Haupttheil des Eies zum Theil gesondert und für sich gewölbt war, bildete er sogleich ein die ganze bestrahlte Fläche einnehmendes Polfeld als Theil des Generalpolfeldes dieser Seite, aber kein zweites Polfeld und keinen eigenen Aequator. Es trat also trotz vollkommen geeigneter Form keine Specialpolarisation ein.

Weiterhin hatte ich beobachtet, dass durch Carbolsäuredämpfe getödtete Morulae ihre nach aussen gewölbten Zellformen behielten, also nicht wie sonst die Eier vor dem Absterben ihre Oberflächenzellen abplatteten. Daher vergiftete ich Morulae in geringerem Maasse mit Carbolsäure, so dass sie noch reactionsfähig blieben; beim Durchströmen zeigte sich dann, dass sie trotz Erhaltung ihrer Zellrundung rasch die beiden Generalpolfelder bildeten.

Ein weiteres Argument boten schon die normalen Morulae dar. Die helle Unterseite des getheilten Frosch- und Tritoneies hat immer zur Kugelfläche des Gesammteies abgeplattete, ober-

flächlich nur durch feine seichte Furchen von einander getrennte Zellen; gleichwohl reagirten auch diese Zellen jede für sich. Das Gleiche war einige Male bei durch Eis geschwächten Eiern auch an den dadurch abgeplatteten Zellen der schwarzen oberen Hemisphäre der Fall.

Es kann also kein Zweifel darüber bestehen, dass die Gliederung der äusseren Oberfläche in viele gerundete Wölbungen nicht, wie es bei den Gehirnblasen und eingeschnürten Gallenblasen der Fall war, die Ursache der Specialpolarisation der die Morula zusammensetzenden Zellen ist. Ein entsprechendes Verhalten zeigte auch die am Rande mit halbrunden Verwölbungen versehene Metallplatte beim Durchströmen.

Dem wirklichen Grunde werden wir zugleich mit der Untersuchung der Ursachen des speciellen Verhaltens der Zellpolarisation näher treten.

Dies Verhalten bot folgende Hauptzüge dar: die Polarisation der einzelnen Zellen dehnte sich auf alle Zellen der Morula und Blastula, auch auf die in der Gegend des sonstigen electrischen [**221**] Eiäquators gelegenen, also von aussen am wenigsten bestrahlten Zellen aus. In gewissem Gegensatz dazu bildeten die näher dem Pole gelegenen, mit ihrer Aussenfläche fast rechtwinkelig gegen die Stromfäden gewendeten, also anscheinend dicht bestrahlten Zellen nur relativ kleine, oft kaum die Hälfte dieser äusseren Fläche einnehmende Polfelder aus, während der andere, polifugal gelegene Theil als Aequator der Zelle unverändert blieb. Es ist daher die Reaction der schwach bestrahlten äquatorialen Zellen lebenskräftiger Eier nicht einfach auf eine Herabsetzung der Reizschwelle gegenüber den mit diesen Zellen nicht reagirenden, der Generalpolarisation unterliegenden, geschwächten Eiern zu beziehen. Nur die in der Gegend der Mittellinie des electrischen Eiäquators liegenden Zellen bildeten zwei äusserlich sichtbare Polfelder, alle anderen Zellen liessen an ihrer Oberfläche blos ein einziges Polfeld erkennen.

Die Deutung dieser Erscheinungen ergiebt sich aus den oben mitgetheilten analytischen Experimenten an Metallen und Gallenblasen.

Wir haben an den im Electrolyten vertheilten Blei- und Messingkugeln gesehen, dass von allen durch den Electrolyten von einander getrennten metallischen Gebilden jedes für sich je zwei Polfelder und einen Aequator bildete. Dabei sind zwei sondernde Momente zugleich vorhanden: die Einschaltung eines schlechteren Leiters zwischen bessere und die Benetzung der Oberfläche des Metalls mit dem Electrolyten. Wir müssen daher den eventuellen Antheil jedes dieser Momente an der selbstständigen Polarisation uns klar machen.

Die Leitungsdifferenz des Electrolyten und der Intraelectrolyten kann nur den Ort des Ein- und Austrittes der Stromfäden beeinflussen; aber dieser Ein- oder Austritt hat nur dann eine polarisirende Wirkung, wenn er aus dem, respective in den Electrolyten erfolgt. Wenn zwei Kugeln sich metallisch leitend berühren, geht der Strom an der Berührungsstelle aus einer Kugel in die andere, ohne dass Polfelder daselbst entstehen. Also die doppelte Polfeldbildung beruht beim Metall sicher auf der vollkommenen Umschliessung mit dem Electrolyten.

Aber die Ausdehnung der einander zugewendeten Polfelder sehr naher Intraelectrolyten ist im hohen Maasse von [**222**] der Leitungsdifferenz zwischen ihm und dem Electrolyten abhängig. An den einander nahen Metallkugeln wurden die einander zugewendeten Polfelder im Wechselstrom mit dem Maasse der Näherung immer kleiner. Wenn jedoch der Electrolyt fast ebenso gut leiten würde als das Metall, so würden die Stromfäden im Innern der Kugel nur schwach gegen den der anderen Kugel nächsten Punct convergiren; sie würden in höherem Maasse durch die seitlichen Theile der einander zugewendeten Flächen beider Kugeln gehen; die bezüglichen Polfelder würden also sogar trotz einer continuirlichen Verbindung der Kugeln fast ebenso gross werden als die äusseren, wie dies aus dem gleichen Grunde bei den eingeschnürten Gallenblasen der Fall war.

Aus der gesonderten Polarisation, aus der „Specialpolarisation" der einzelnen Zellen der ganzen Morula und Blastula ist also zu schliessen, dass jede Zelle, wenn nicht

allenthalben so doch grösstentheils, durch electrolytische Substanz in unserem Sinne von den Nachbarzellen gesondert ist.

„Electrolytische Substanz“ in unserem Sinne ist ein Electrolyt, der zur Vermittelung der an den Zellen wahrgenommenen morphologischen Polarisation der von ihm berührten, in dieser Weise reactionsfähigen lebenden Substanz geeignet ist; unsere electrolytische Substanz ist also eine andere Substanz als diejenige, welche zu der „inneren Polarisation“ der Physiologen ausreicht, da unser Electrolyt primär blos an der Oberfläche der Zellen, letztere aber im ganzen Inneren der Bionten vorhanden ist.

Polarisirbare Oberfläche einer Zelle ist demnach in unseren Versuchen die Berührungsfläche der lebenden Substanz der Zelle mit einem solchen Electrolyten; mag sie nun an der äusseren Fläche der Morula oder in der Morula zwischen den Zellen oder gar in der Zelle selber liegen, welch’ letzteres aber in unserem Falle primär nicht der Fall war, sondern bei einigen Objecten erst von der Oberfläche aus durch Absterben im Polabschnitt allmählich sich ausbildete.

Der *gleiche Grund wie für diese Specialpolarisation der Zellen gilt natürlich auch bezüglich der gesonderten Polarisation der Urwirbel, des Darmrohres und der basalen Theile des Gehirnes,* von denen ja trotz ihrer Umschliessung und Vereinigung durch ein anderes Gewebe jedes seine besonderen Polfelder bildete; die unmittelbare Umgebung dieser Theile verhielt sich also zu ihnen wie ein Electrolyt. Das ist bei den epithelialen Organen nicht zu verwundern, da sie alle zu dieser Zeit durch Lymph- [**223**] spalten von den Theilen des umgebenden interstitiellen Gewebes getrennt sind oder, wie das Gehirn, im Binnenraum mit Flüssigkeit erfüllt sind.

Für diese Auffassung spricht auch das Verhalten der reifen und unreifen Froscheier, welche bei vollkommener Trockenhaltung nicht erkennbar reagirten.

Beim Herzen reagirten die Vorhöfe und die beiden Arterien, auch wenn sie gegen die Electroden zu gelegen waren, mit dem Ventrikel gemeinsam als eine Einheit, obgleich sie doch durch faseriges Bindegewebe von ihm geschieden

sind, von welchem man wohl vermuthen könnte, dass es als Electrolyt fungiren würde; *dieses Verhalten des Herzens bedarf daher besonderer Untersuchung.*

Es bleibt ferner zunächst unbekannt, *worin bei der Morula der intercellulare Electrolyt besteht,* ob in der Kittsubstanz, der Zellrinde oder einer nach innen von ihr gelegenen Schichte.

Nach der bisher gewonnenen Einsicht sind die Erscheinungen der Specialpolarisation der Zellen der Morula und Blastula, soweit sie die Breite und Lage der Polfelder resp. des Aequators angehen, analytisch auf folgende Momente zurückzuführen.

Erstens auf die Aenderung, welche die Breite des Aequators einer Kugel erfährt, wenn sie durch eine rechtwinkelig zum Strome stehende electrolytische ebene Halbirungsfläche zerlegt wird. Sind dann die durch die entstehenden beiden inneren Polfelder bedingten zwei Aequatoren zusammen breiter als der frühere einfache Aequator? Da unsere entsprechend zerlegten Eier immer neben der Theilungsfläche abgerundete Kanten hatten, waren wir nicht in der Lage, Beobachtungen über diesen Fall anzustellen. Wir sahen vielmehr im Grunde der ersten Furche an beiden Theilstücken einen veränderten Saum, der die Grösse und Lage des Aequators beeinflussen musste.

Zweitens: Wird, wenn die Scheidungsflächen nicht eben sondern gegen jede der Hälften concav sind, der Aequator durch die Ausdehnung der mittleren Polfelder nach aussen hin, also auf Kosten der äusseren Polfelder verschoben? Diese Frage ist an den eingeschnürten Gallenblasen in zustimmendem Sinne beantwortet worden.

Drittens: Treten die Wirkungen 1 und 2 auch bei unvollkommener Scheidung und zwar in mit der Zunahme der Scheidung stärkerem Maasse auf? Bei Metallen war solches [**224**] nicht bemerkbar, weil die geringste metallisch leitende Verbindung der Gebilde zur Fortführung aller Stromfäden verwendet wurde in Folge des millionenmal besseren Leitungsvermögens der Metalle als der Flüssigkeiten. Bei den eingeschnürten Gallenblasen dagegen konnten wir diese Frage bejahen, denn wir sahen, dass der Strom theils durch den zunächst nicht polarisirten Verbindungsstrang, theils durch den Electrolyten unter Polarisationswirkung an der Aus-

und Eintrittsstelle ging, beide Wege unmittelbar neben einander ohne eine trennende Zone nehmend. Also können auch die Zellen der Morula theils durch Electrolyten getrennt, theils, dazwischen verstreut, durch leitende Nicht-Electrolyten, wie etwa protoplasmatische Intercellularbrücken verbunden und so die anzunehmenden inneren Polfelder durch viele nicht veränderte Stellen unterbrochen sein.

Viertens ist von Bedeutung die oben für lebendes und metallisches Material festgestellte Thatsache, dass kleine Kugeln relativ kleinere Polfelder, also einen relativ grösseren Aequator bilden als grössere Kugeln. Dazu käme noch ein weiterer Factor, den wir aber weder bei den ungleich grossen Eiern noch bei den frischen und bei den geschwächten Morulis ermitteln konnten, nämlich die eventuelle Ungleichheit der Reactionsschwelle der Zellen.

Wenn wir auch nicht sicher wissen, wodurch bei den Eiern der Aequator bedingt war, ob allein durch zu geringen Stromfädeneinfall für die Höhe der Reizschwelle oder durch einen Polarisationsstrom, so haben wir doch die feststehende Thatsache gefunden, dass immer zwischen der Ein- und Austrittsstelle des Stromes eine freie Zone bleibt, welche der Bedingung 4 entspricht. Dagegen zeigt ein Versuch mit einer Gruppe dicht zusammenstehender, sich aber nicht berührender Metallkugeln, dass eine Kugel, welche blos ein einziges Eintrittsfeld hat, mehrere von einander vollkommen getrennte Austrittsfelder und umgekehrt haben kann, und dass die gleichartigen dieser Felder bei entsprechender äusserer Veranlassung continuirlich in einander übergehen können.

In dem Maasse, als zwischen den Zellleibern Electrolyten vorhanden sind, werden daselbst „*innere*“ d. h. an der inneren „Oberfläche“ der Zellen befindliche *Polfelder* auftreten; und sobald diese gross genug sind, werden [**225**] sie nach Moment 2 den mit ihnen zugleich entstehenden Zelläquator auf die Aussenfläche treiben.

Da die Zellen mit ihren Nachbarflächen sich an einander abplatten, so stossen sie mit einander parallelen Flächen zusammen. Dies ist ein weiteres, die Grösse der inneren Polfelder und damit die Lage

des Aequators beeinflussendes Moment. Entsprechend geschnittene und ohne, dass sie sich berühren, zusammengelegte Bleikugeln zeigen beim Durchströmen ausser dem äusseren kleineren Polfeld, dass die inneren Polfelder die ganzen einander gleich nahen Flächen einnehmen, mögen dieselben quer oder schief zum Strom stehen. Dasselbe wird auch bei nicht metallischen Gebilden der Fall sein. Da diese inneren Oberflächen der Zellen bei mehrfach getheiltem Ei mit steigender Theilungszahl einen immer grösseren Theil der ganzen Zelloberfläche, sehr bald aber schon über die Hälfte einnehmen, so werden also die „inneren Polfelder“ den grössten Theil jeder Zelloberfläche einnehmen, damit den Aequator auf die äussere Oberfläche treiben und zugleich die Grösse des äusseren Polfeldes beschränken.

Ferner könnte die Wirkung einer Aspiration der Stromfäden durch die Zellen auf die Grösse des Zelläquators hier sehr erheblich sein, da die Zellen unmittelbar neben einander liegen und die kleinen Polfelder also einander sehr nahe sind, so dass die Stromfäden des Electrolyten sich vollkommen auf letztere vertheilen könnten, sofern nur irgend eine erhebliche Leitungsdifferenz zwischen den Zellen und dem Electrolyten besteht.

Der Umstand endlich, dass die in der Gegend des electrischen Aequators des ganzen Eies liegenden Zellen „zwei“ äussere Polfelder darbieten, erklärt sich einfach daraus, dass sie allein, als seitlich vorspringend, von beiden Eectroden aus durch den äusseren Electrolyten hindurch direct von Stromfäden getroffen werden, während alle anderen Zellen die Stromfäden der einen Electrode nur erst nach dem Durchgehen derselben durch die Morula erhalten und daher durch deren Eintritt innere, von aussen nicht sichtbare Polfelder bilden werden.

7. Ursachen der *Generalpolarisation* des in Zellen getheilten Eies.

Nachdem im Vorstehenden neben den Ursachen der speciellen Localisation zugleich dargelegt worden ist, auf was für einem Verhältniss meiner Meinung nach die Special- [**226**] polarisation

der Zellen der Morula beruhen muss, ist zu erörtern, wodurch es bedingt ist, dass an denselben Gebilden unter Umständen, sei es nach vorausgegangener Specialpolarisation oder sogleich beim Durchströmen eine Generalpolarisation auftreten kann, wobei uns freilich die noch mangelnde Einsicht in das Innere des Eies wieder fühlbar werden wird.

An denjenigen frischen Morulae, welche nach anfänglicher Zellpolarisation in Folge längere Zeit fortgesetzter Durchströmung zur Generalpolarisation übergehen, scheint dieser Wechsel leicht verständlich. Denn da bei der Zellpolarisation Zellinhalt nach aussen durch die Zellrinde hindurchtritt, kann man denken, derselbe Vorgang finde auch im Innern statt; die Zellrinde, respective die minimale Kittsubstanz wären die Electrolyten gewesen, und sie würden durch den hindurchtretenden Zellinhalt ihrer Eigenschaft, als Electrolyten zu wirken, mehr und mehr enthoben, da die sich berührenden Zellen jetzt durch Zellinhalt in directe, nicht „morphologisch" polarisirbare Verbindung gelangen und daher fast wie ein Ganzes reagiren; ähnlich wie zwei Metallkugeln, die sich leitend berühren, nur dass bei den organischen Gebilden die Verbindungsbrücken in dem Maasse ausgedehnter sein müssen, als ihre Substanz nicht erheblich besser leitet als der sie noch theilweise trennende Electrolyt. Im Falle das geschwächte Protoplasma vielmal besser leitete als die nicht protoplasmatischen Trennungstheile der Zellen, könnten diese fast vollkommen umgangen werden.

Indess sind diese hypothetischen inneren Substanzdurchtritte noch nicht gesehen worden; ausserdem wäre auch die auf sie sich gründende Erklärung nicht auf diejenige Generalpolarisation anwendbar, welche nach der Erwärmung der Morula auf 40° C. und nach der Vergiftung mit Carbolsäure sogleich beim Durchströmen eintritt. Je stärker die Erwärmung oder Vergiftung war, um so rascher ging die beim Beginne der Durchströmung auftretende Zellpolarisation unter Wachsthum der Polfelder und Verschwinden der Zelläquatoren im Bereiche der Polseiten des Eies in die Generalpolarisation über; bei den höchsten Graden derartiger Beeinflussung geschah dieser Uebergang sogar so schnell, dass man

kaum die initiale Zellpolarisation wahrnehmen konnte. Dabei stand die Intensität der sichtbaren Veränderungen in umge- [**227**] kehrtem Verhältniss zur Geschwindigkeit ihres Auftretens und zu ihrer Ausbreitung; zuletzt trat blos noch eine schwache Verfärbung auf, kein erkennbarer Durchtritt von Substanz durch die Rinde.

Und diese grössere Geschwindigkeit der Ausbildung der Generalpolarisation bei minimaler Intensität der Veränderung steht wieder in einem Gegensatz zu dem hochgradigen Substanzdurchtritt bei Durchströmung lebenskräftiger Eier, an welchen trotz dieser diffusen Extracellulate erst nach mehreren Minuten und erst, nachdem die Niveaulinien der äusseren Theile aufgeplatzt waren und nachdem dies schon einige Zeit bestanden hatte, der Uebergang zur Generalpolarisation stattfand.

Daraus ergiebt sich schon, dass die erstere Annahme zur Erklärung der vorliegenden Erscheinungen nicht zutreffend ist.

Man kann nun an andere Momente denken: z. B. an eine Abnahme der Widerstandsfähigkeit der Zellen durch die schädigende Wirkung der Vergiftung, der Erwärmung oder der länger dauernden Durchströmung, und zwar in Anknüpfung an die vorher relativ kleinen Polfelder der Zellen und an den grossen, fast die Hälfte der freien Oberfläche vieler Zellen einnehmenden Aequator. Besonders weist auf einen initialen Widerstand der lebenskräftigen Morula hin, dass der Aequator vieler Zellen hier fast rechtwinkelig gegen die Stromfäden gerichtet ist, also dicht von ihnen getroffen werden muss, sofern nicht die lebenskräftigen Zellen vielmal besser leiten als die geschwächten und daher die Stromfäden vollkommen mit den der Electrode nächsten Stellen aufnehmen.

Wenn die Aenderung des Verhaltens der Morulazellen nach Erwärmung oder Vergiftung aber auf einer Schwächung ihres Widerstandes gegen den Strom beruhte, dann müsste die Veränderung auch an den im Bereiche des Generaläquators liegenden Zellen weiter schreiten. Da an diesen Aequatorzellen die Veränderung jedoch nicht weiter schritt, ist diese Annahme also gleichfalls unzutreffend. Dasselbe gilt auch für eine eventuelle Schwächung der Widerstands-

fähigkeit durch fortgesetzte Durchströmung. Hierdurch würden zwar die Aequatorzellen weniger alterirt werden, da sie viel weniger dicht von äusseren Stromfäden getroffen werden. Diese durch die Dichtigkeit der äusseren [**228**] Bestrahlung bedingte Schwächung müsste aber von der Aequatorregion gegen die Pole hin nur ganz allmählich zunehmen; demnach müsste auch die Erscheinung der Vergrösserung der Polfelder vom Aequator her continuirlich zunehmen. Statt dessen entsteht jederseits am Ei ein einheitliches, durch eine braune Niveaulinie vollkommen scharf begrenztes Polfeld und ein einheitlicher allgemeiner Aequator, innerhalb dessen die früher vorhandenen kleinen Polfelder nicht nur nicht wachsen, sondern rückgebildet, eliminirt werden. Die Morula reagirt jetzt ganz wie ein ungetheiltes Ei, also wie ein einheitliches Gebilde.

Da unsere Erörterung über die möglichen speciellen Ursachen des Ueberganges der Specialpolarisation der einzelnen Zellen des getheilten Eies zur Generalpolarisation des ganzen Eies in Folge der uns noch mangelnden Einsicht in die inneren Vorgänge zur Zeit nicht weiter geführt werden kann, müssen wir bei der experimentell abgeleiteten Folgerung stehen bleiben und sagen: *Die am normal beschaffenen, in Zellen getheilten Ei* als vorhanden erschlossene, vollkommene oder unvollkommene *Trennung der Zellen von einander durch eine wie ein Electrolyt wirkende Substanz ist durch die genannten, die Vitalität schädigenden Mittel ganz oder theilweise aufgehoben worden;* und dies ist der Grund, dass der ganze Complex von Zellen nunmehr wie ein einheitliches Gebilde entsprechend seiner äusseren Gestalt auf den electrischen Strom reagirt [1]).

[1]) Es kann verwundern, dass kein physiologischer Bericht oder sonst eine bezügliche physiologische Arbeit bis jetzt von dem Inhalte dieser Abhandlung Notiz genommen hat, denn dieselbe enthält manches, was in dieser Richtung von Interesse zu sein scheint:

Ein Mal die besonderen Reactionsweisen der „embryonalen" lebenden Substanz der Wirbelthiere auf den electrischen Strom, s. S. 741, welche den Erwachsenen fehlen; ferner die zum Theil von dem Verhalten anorganischer Körper abweichende Localisation der stärksten Veränderung.

Besonders aber scheint mir von fundamentaler Bedeutung für die

Figurenerklärung zu Tafel VIII—X.

Allgemeines. Alle Figuren sind schematisirt, die der lebenden Objecte sind nach Momentscizzen gezeichnet.

Die durch den electrischen Strom veränderten „polaren“ Abschnitte sind in den Figuren 1 und 3—20 blau gefärbt. In Wirklichkeit sind die hier blau markirten „Polfelder“ bei den Frosch- und Tritoneiern der Fig. 1—14 heller als der von ihnen begrenzte, mit Ausnahme von dessen oft aufgehellten Rändern fast unveränderte electrische Aequator.

Wo nicht anders erwähnt, sind die abgebildeten Objecte mit dem Wechselstrom durchströmt worden.

Die mittlere Stromrichtung, die gerade Verbindungsrichtung der Electroden ist auf den Tafeln immer wagrecht, also in Richtung der Zeilen verlaufend angenommen.

Fig. 1. Kurze Zeit mit nicht starkem Wechselstrom durchströmtes Froschei von der Seite gesehen. Siehe Seite 547 u. f., 559.

Fig. 2. (Taf. X). Einfache Lage Froscheier in einer mit Wasserleitungswasser gefüllten Glasschale, von den beiden geraden, die senkrecht eingesetzten Electroden markirenden Strichen aus durchströmt. Die Schale danach umgedreht, und die Eier von unten vergrössert abgezeichnet; die „Polfelder“ dunkel markirt. Siehe S. 551.

Fig. 3. Kurze Zeit durchströmtes Ei des Triton. Die Ränder des electrischen Aequators sind in der Entfärbung begriffen. Siehe S. 610.

Fig. 4. Froschei, stundenlang mit äusserst schwachem Strom durchströmt; von oben gezeichnet. Polare Extraovate. Das Ei ist nicht schattirt, um die im Bereiche des sehr breiten electrischen „Aequators“ entstandenen Streifen besser sichtbar zu machen. Siehe S. 585.

Fig. 5. Zwei in derselben Gallerthülle eingeschlossene Froscheier, in Richtung ihres geringsten Abstandes durchströmt; von oben gesehen. Siehe S. 590.

Beurtheilung der Lebensvorgänge, zumal wohl für die Erkenntniss der Bedeutung des Aufbaues des höheren Organismus aus Zellen die Thatsache, dass **in der „lebenskräftigen“ Morula und Blastula „jede einzelne Zelle für sich“ mit zwei durch einen Aequator getrennten veränderten Polfeldern auf den electrischen Strom reagirt (Specialpolarisation), während nach hochgradiger Schwächung dieses Organismus derselbe nur wie ein noch nicht in Zellen zerlegtes Ei „als Ganzes“ mit zwei Generalpolfeldern und einem Aequator reagirt (Generalpolarisation)** (s. S. 591, 611, 752).

Auch gewährt die electrische Durchströmung einer mit Froschlaich erfüllten runden Glasschale einen schönen *Vorlesungsversuch, um die electrischen Niveauflächen zu demonstriren* (S. 551); und die S. 707 angegebene einfache *Methode der Ermittelung des Verlaufes der Stromfäden* gegen einen Intraelectrolyten könnte der Physiologie bei manchem Versuche gute Dienste erweisen.

Um die Abhandlung in dieser Hinsicht nicht ganz umkommen zu lassen, habe ich daher jüngst selber ein Referat über sie verfasst (Biolog. Centralblatt Bd. XV 1895), in welchem zugleich auch auf die electrotherapeutische Bedeutung dieser Thatsachen hingewiesen wird.

Fig. 6. Zwei mit ihren Gallerthüllen vereinigte Froscheier, wie in Fig. 5 durchströmt und abgebildet. Siehe S. 590.

Fig. 7. Froschei schief zur ersten Furche durchströmt; von oben gesehen. Siehe S. 553, 562 und 591.

Fig. 8. und 9. Froscheier rechtwinkelig zur ersten Furche durchströmt; von der Seite gesehen. Siehe S. 591 und 592.

Fig. 10. Frosch- sowie Tritonei nach der zweiten Furchung durchströmt; von oben gesehen. Siehe S. 591, 592, 611.

Fig. 11. Schief stehendes Froschei nach der zweiten Theilung so lange durchströmt, bis die anfängliche Specialpolarisation der vier Zellen (Specialpolfelder blau) unter Wachsthum der Polfelder (roth) in die Generalpolarisation übergegangen war; von oben aus gesehen. Siehe S. 595.

Fig. 12. Gallenblase des Frosches von oben gesehen, erst in Richtung der Höhe des Blattes, darauf in Richtung der Zeilen durchströmt. Die beiden „Niveaulinien" der ersten Durchströmung sind bei der zweiten Durchströmung unverändert geblieben. Siehe S. 573.

Fig. 13. Ei des Triton alpestris durchströmt; von der Seite gesehen. Siehe S. 610, 611.

Fig. 14. (Tafel IX). Ungetheiltes Triton- sowie Froschei in seiner Hülle zwischen ebenen Glasplatten platt gedrückt und durchströmt; von oben gesehen. Siehe S. 562, 588.

Fig. 15. Oberflächliche Zelle des Polfeldes einer alten Tritongastrula; Betrachtung bei auffallendem Licht; äusserer Polfeldabschnitt blau, innerer roth gezeichnet. Siehe S. 623.

Fig. 16. Zelle einer alten Tritongastrula, isolirt und dann durchströmt. Die beiden protoplasmatischen Polabschnitte blau, die dotterkörnerhaltige Aequatorscheibe roth gezeichnet. Siehe S. 621.

Fig. 17. Eine wie die vorige behandelte Zelle, welche aber beim Durchströmen an den beiden Polen aufgeplatzt ist und ihren Inhalt nach beiden Seiten in Richtung des Stromes entleert hat. Siehe S. 620.

Fig. 18. Ei von Telestes Agassizii; rechtwinkelig zur Eiaxe durchströmt; von der Seite gesehen. Siehe S. 626.

Fig. 19. Gleiches Fischei; die Keimscheibe war etwas abgebogen, wurde in Richtung ihrer Axe durchströmt. Siehe S. 627.

Fig. 20. Scizze des Kopfes eines Hühnerembryo von fünf Brüttagen. Die Polfelder am Mittel-, Zwischen- und Vorderhirn sind blau markirt; die Veränderungen am Hinterhirn und an der Hirnbasis waren nicht gezeichnet worden. Am Mittelhirn sind die in Richtung des Wechselstromes stehenden Einfaltungen der Wandung sichtbar. Die an der secundären Augenblase gezeichneten polaren Faltungen und Abschnürungen sind erst nach viel länger fortgesetzter Durchströmung aufgetreten, durch welche die Hirnblasen bereits viel weiter verändert worden waren, als hier gezeichnet ist. Siehe S. 636.

Fig. 21. Die eine von zwei einander dicht benachbarten, in Richtung ihres geringsten Abstandes in einhalbprocentiger Kochsalzlösung mit dem Wechselstrom durchströmten Messingkugeln von 7 mm Durchmesser; die der anderen Kugel zugewendete Fläche dargestellt. Siehe S. 677.

Fig. 22. Eine Kupferscheibe in Kupfervitriol mit dem Gleichstrom durchströmt;

a) Einmalige Durchströmung in Richtung der Zeilen der Tafel. Das der

Anode zugewendete Polfeld senkrecht, das der Kathode zugewendete Polfeld schräg schraffirt. Siehe S. 696.

b) Dieselbe Scheibe um 90° gedreht und auf's Neue in Richtung der Zeilen durchströmt. Schraffirung wie bei a. Siehe S. 698.

c) Dasselbe nach länger fortgesetzter Durchströmung. Siehe S. 699.

a Bezeichnet in Fig. b) u. c) die an der Grenze des primären positiven Polfeldes und des primären Aequators bei der zweiten Durchströmung blank bleibende Stelle und ihre nachträgliche Wanderung. Siehe S. 698 und 699.

Fig. 23—30. Anwendung der *neuen Methode zur Ermittelung des Verlaufes der Stromfäden* gegen Intraelectrolyten.

Fig. 23. Parallelepipedischer Bleistab in einhalbprocentiger Kochsalzlösung der Länge nach mit dem Wechselstrom durchströmt nach Nebenstellung von 10 Messingkugeln, um den Verlauf der Stromfäden gegen ihn zu erkennen. Die Polfelder des Stabes schraffirt, die der Kugeln schwarz gezeichnet. Siehe S. 708.

Fig. 24. Ein in der Mitte ausgebogener Stanniolstreifen, der Länge nach in Glaubersalzlösung mit dem Wechselstrom durchströmt. Die Strecke zwischen aa stellt den unveränderten electrischen Aequator dar. Siehe S. 680 und 709.

Fig. 25. Rechtwinkelig gebogener Balken von Blei, in Richtung des wagrechten Schenkels mit dem Wechselstrom durchströmt. Siehe S. 681 und 710.

Fig. 26. Parallelepipedischer Bleibalken, in achtprocentiger, mit etwas Schwefelsäure versetzter Kochsalzlösung mit dem Gleichstrom seiner Länge nach durchströmt. Siehe S. 711.

Fig. 27. Froschherz mit Messingkugeln umstellt und in Wasserleitungswasser der Länge nach mit dem Wechselstrom durchströmt; die Polfelder der Kugeln lassen die Convergenz der Stromfäden (aber etwas zu stark gezeichnet) erkennen. Siehe S. 713; auch 574 und 606.

Fig. 28. Ein gleiches Herz in fünfprocentiger Kochsalzlösung durchströmt; lässt die Divergenz der Stromfäden sehen. Siehe S. 713; auch 574 und 606.

Fig. 29. Gallenblase des Frosches in Wasserleitungswasser durchströmt. Siehe S. 573 und 713.

Fig. 30. Eine gleiche Gallenblase in fünfprocentiger Kochsalzlösung durchströmt. Siehe S. 713.

Nr. **26**.

Ueber das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies.

1892.

Referat, erstattet auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft, zu Wien im Juni 1892.

Verhandlungen der anat. Ges. S. 22—60.

Inhalt.

Seite

Beziehung der Medianebene des Embryo zu den ersten Furchen des Eies . 768

Beziehung der drei Hauptrichtungen des Embryo zu den drei ersten Furchen . 768

Beziehung des Materials der ersten Furchungszellen zum Material der Antimeren des Embryo . 769

Enthält jede der beiden ersten Furchungszellen ausser dem Materiale seiner Körperhälfte des Embryo auch noch die zur Entwickelung derselben nöthigen gestaltenden Kräfte? 770

Nichtnöthigsein äusserer Einwirkungen 770

Gestaltende Leistung einer der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies . 773

Selbstdifferenzirung jeder der ersten Furchungszellen 775

Ein Beweis für die Anlage der ventralen Seite des Embryo an der schwarzen, oberen Seite des Froscheies 780

Ausbreitung *differenzirender Wirkung blos von den „Seitenflächen"* der Epithelien 785

Experimente Chabry's an Ascidien 788

Experimente C. Fiedler's und H. Driesch's an Seeigeln . . . 790

Eitheil-Gebilde s. Eitheilbildungen: z. B. Halbeibildungen:

a) *Theilgebilde* s. Theilbildungen, Meroplasten: z. B. Halbgebilde, Viertel- und Dreiviertelgebilde . . . 792

b) *Ganzbildungen*: Halbei-Ganzbildungen, Viertelei-Ganzbildungen 793

Seite
Activirung von Reserve-Idioplasson 794
Auslösung der *Postgeneration durch falsche Lage* der Theile zu einander 795
Bildung eines „**ganzen**“ **Froschembryo** *aus einem* „**halben**“ **Ei** . 796
Hemiembryo lateralis aus einem Extraovat 797
Ursache der früheren Postgeneration der Seeigel- als der Froschembryonen . 798
Uebergänge zwischen der Postgeneration mit und ohne Verwendung von Material der operirten Eihälfte . . . 800
Auslösende Momente der Postgeneration und Regeneration . . . 800
Umdifferenzirung bei der Post- und Regeneration 800
Umdifferenzirung bei der normalen Entwickelung . . 801
Abhängige Differenzirung wandernder Zellen 801
Widerlegung von Einwendungen 802
Beobachtungen Chun's über Halbbildungen bei Ctenophoren . . . 808
„*Directe*“ sive *typische* Entwickelung 811
Indirecte s. *atypische* s. regulatorische Entwickelung . . . 811

Meine Herren!

[**22**] Ich möchte Ihnen über unsere derzeitige Kenntniss vom entwickelungsmechanischen Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies berichten. Die bezüglichen bis jetzt vorliegenden experimentellen Arbeiten rühren her von Chabry (1)[1]), Driesch (2), Fiedler (3) und mir (Nr. 18 u. 22); dazu kommen noch jüngst veröffentlichte theoretische Erörterungen O. Hertwig's (4) in seiner Arbeit: Urmund und Spina bifida, eine briefliche Mittheilung von Prof. Chun und einige neuere Beobachtungen von mir.

[**23**] Nach der Arbeit Driesch's und besonders nach den Darstellungen O. Hertwig's hat es den Anschein, als wenn in den Ergebnissen der verschiedenen Untersucher principielle Gegensätze hervorgetreten wären. Ich will gleich erwähnen, dass ich diese Auffassung nicht theile und diese scheinbaren Gegensätze nur auf unvollkommene Information der beiden Autoren zurückführe. Dieser Umstand lässt im gedruckten Bericht eine ausgedehnte Verwendung wörtlicher Citate angezeigt erscheinen.

[[1]) Die einfachen Ziffern (1) (12) beziehen sich auf das Literaturverzeichniss des Referates.]

Als Vorläufer dieser Versuche sind zu betrachten: die Feststellung der Beziehungen der ersten Theilungsebenen des Eies zu den Hauptrichtungen des Embryo, welche eine weitere Zurückverfolgung von HIS' (5) „Princip der organbildenden Keimbezirke" von der Keimscheibe bis auf die ersten Furchungszellen darstellt, sowie meine Ermittelungen über die künstliche Bestimmung der Richtung der ersten Furche beim Froschei durch den beliebig gewählten Befruchtungsmeridian (Nr. 21).

Die ersten Furchungen des Eies setzen sich bei allen Thierclassen normaler Weise in einer typischen Folge von Richtungen aufeinander, gewöhnlich in rechtwinkeligen Richtungen; und [soweit bis jetzt bekannt] entspricht bei den bilateral-symmetrischen Thieren unter „normalen" Verhältnissen eine der beiden ersten Theilungsebenen der Medianebene des Embryo resp. des erwachsenen Thieres[1]).

Darin, ob die erste oder die zweite Theilungsebene die Medianebene darstellt, kommen häufig nach GOETTE (9) selbst bei nahe verwandten Gattungen Verschiedenheiten vor; auch lassen sich nach meiner Erfahrung (Nr. 20) in dieser Folge bei Froscheiern Anachronismen leicht künstlich hervorrufen; es entsteht dann die normaler Weise zweite, kopf- und schwanzwärts scheidende Furche als erste, und die normale erste, der Medianebene entsprechende Theilungsebene als zweite.

Immer aber stehen unter „normalen" Verhältnissen die drei ersten Furchen des Eies in „festen" typischen Richtungsbeziehungen zu den drei Hauptrichtungen des künftigen Embryo.

Bei den Fröschen und Ascidien, mit denen wir uns im Folgenden zunächst zu beschäftigen haben werden, ist es normaler Weise die erste

[1]) Aufgefundene Abweichungen sind jüngst in der sehr empfehlenswerthen Schrift von S. BERGH, Vorlesungen über allgemeine Embryologie (1895, S. 209) zusammengestellt worden. Dieser Autor ist jedoch im Irrthum, wenn er glaubt, ich hätte mit der hier gegebenen kurzen und nicht weiter begründeten Zusammenfassung eventuell abweichenden Thatsachen beschränkend vorgreifen wollen; vor solcher Annahme hätte ihn wohl der Charakter meiner Originalarbeiten abhalten können.

Theilungsebene des Eies, welche die Medianebene darstellt. Das ist für die ersteren Thiere durch NEWPORT (16), sowie unabhängig von einander durch PFLÜGER (6) und mich (Nr. 16), für die Ascidien durch E. VAN BENEDEN und CHARLES JULIN (7) dargethan worden. Für einige Echinodermen sprach SELENKA (8) eine bezügliche Vermuthung aus.

Bei Frosch- und Ascidieneiern kann man nach den gleichen Untersuchern auf diesem Theilungsstadium an secundären Merkmalen **[24]** der Blastomere auch schon das spätere Dorsal und Ventral, sowie die cephale und caudale Seite unterscheiden, so dass also unsere Hauptrichtungen des Embryo am zweigetheilten Eie, beim Froscheie auch schon vor der ersten Theilung, bereits eine halbe Stunde nach der Befruchtung (Nr. 21), erkennbar bestimmt sind, und man daher auch angeben kann, welche von beiden Zellen der rechten, welche der linken Körperhälfte des Embryo in ihrer Lage entspricht.

Wenn die Abgrenzungsfläche der beiden ersten Blastomere schon die Medianebene darstellt, so folgt aus dem symmetrischen Verlaufe der Entwickelung zu dieser Ebene, dass jede der durch sie getrennten beiden Furchungskugeln „im Wesentlichen“ das Bildungsmaterial für die fixen Organe der entsprechenden rechten oder linken Körperhälfte enthält, abgesehen also von den atypische Bahnen einschlagenden Wanderzellen. Denn da die Anlage der Organe bilateral-symmetrisch, also auf jeder Seite für sich erfolgt, so können höchstens in der unmittelbaren Nähe der Trennungsebene auf kleinen Irregularitäten beruhende, geringe, nebensächliche Verschiebungen des im epithelialen Verbande fixirten Materiales über die Medianebene hinaus stattfinden. Auf solche eventuellen, atypischen Verschiebungen kommt es uns hier nicht an. Es kann also das Gesetz aufgestellt werden:

> Jede der beiden ersten, in ihrer Lage der rechten und linken Körperhälfte des Embryo entsprechenden Furchungszellen enthält zugleich auch das „Anlagematerial“ der bezüglichen rechten oder linken Körperhälfte[1]).

Bei denjenigen Eiern, wo die Medianebene erst durch die zweite

[1]) Ueber das Verhalten bei der nicht seltenen nachträglichen Verschiebung von Furchungszellen über die Ebene der ersten Furche siehe Nr. 28, S. 667; dabei findet dann regulatorische, s. atypische Entwickelung statt, während wir hier von der ganz normalen s. typischen Entwickelung handeln (s. S. 777).]

Theilungsebene dargestellt wird, gilt das Gleiche für jedes der durch diese Ebene getrennten beiden Paare von Furchungszellen.

Danach liegt nun die Frage nahe:

Enthält jede dieser beiden Zellen (resp. jedes dieser beiden Zellpaare) ausser dem Materiale auch noch die für die Entwickelung desselben nöthigen gestaltenden „Kräfte" oder nicht?

Das bedeutet in den Extremen gefasst:

„Kann" jede der beiden ersten Furchungszellen sich ganz für sich selbst zu der entsprechenden halben Körperhälfte entwickeln: oder können entgegengesetzten Falles beide Blastomeren nur gemeinsam, und nur pari passu sich zu den entsprechenden Körperhälften entwickeln, so dass keines ohne das andere sich entsprechend zu differenziren vermag und keines dem andern etwas in der Entwickelung vorauseilen oder hinter dem anderen zurückbleiben kann?

Wenn eine dieser Zellen der anderen auch nur ein Weniges vorauseilen kann, so bedeutet dies schon eine entsprechende Unabhängigkeit von dem Zustand „resp. von den Vorgängen in der anderen Hälfte, also ein gewisses Maass von „Selbstdifferenzirungsfähigkeit" der ersteren Zelle.

[**25**] Zwischen den genannten Extremen sind natürlich auch Uebergänge denkbar, derart, dass blos manche Vorgänge gemeinsam, andere aber selbstständig stattfinden könnten.

Zunächst war darüber zu entscheiden, ob nicht äusseren Einwirkungen auf das Ei ein erheblicher, gestaltender Einfluss auf die Entwickelung desselben zukomme. In dieser Hinsicht glaubt Pflüger (6): „die Schwere bestimmt, welche meridionale Molekülreihe die herrschende wird. Es ist diejenige, welcher allein im Eie die ausgezeichnete Eigenschaft zukommt, in einem verticalen primären Meridian zu liegen". „Welche von den Molekülreihen des durch die Schwerkraft ausgewählten Meridianes die bevorzugten sind, entscheidet abermals die Schwerkraft, denn die höher gelegene Meridianhälfte enthält die Bildungsstätte des Nervensystems". Pflüger nimmt

ferner an, dass „die Schwerkraft eine Molekülreihe von vielleicht ganz geringer Ausdehnung bevorzugt, so dass nur diese organisirend wirkt und allmählich alles Nährmaterial für ihre Wachsthumstendenz verbraucht". „Ich würde mir also denken, dass das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Thieres besitzt, so wenig als die Schneeflocke in einer wesentlichen Beziehung zu der Grösse und Gestalt der Lawine steht, die unter Umständen aus ihr sich entwickelt. Dass aus dem Keime immer dasselbe entsteht, kommt daher, dass er immer unter dieselben äusseren Bedingungen gebracht ist". Pflüger glaubt so gezeigt zu haben, dass die Schwerkraft einen zur Entwickelung des Eies nothwendigen polarisirenden Einfluss ausübe, und dass sie auf diese Weise diejenigen Theile des Eies bestimmen müsse, welche später zur Anlage des Centralnervensystemes werden.

Diese Auffassung habe ich (s. Nr. 19) widerlegt, indem ich Froscheier auf einem sehr langsam rotirenden, senkrecht stehenden Rade befestigte und mit ihm bewegt werden liess, wobei die Schwerkraft in jeder Secunde in anderer Richtung auf die Eier wirkte und die Centrifugalkraft zu schwach war, um statt ihrer richtend, einstellend auf das Ei wirken zu können. Es zeigte sich, dass gleichwohl die Entwickelung in normaler Weise vor sich ging. Daraus geht hervor, dass ein richtender Einfluss der Schwerkraft auf das Ei zu seiner Entwickelung nicht nöthig ist. Eine gleiche Unabhängigkeit der Entwickelung von äusserer Einwirkung ergab sich an in enge Glasröhren aspirirten Eiern (s. S. 322) in Bezug auf den Ort der Anlage der ersten Organe, z. B. des Urmundes und des Rückenmarkes, der Chorda dorsalis von der Stelle des Sauerstoffzutrittes sowie von der Richtung des Lichtzutrittes (s. S. 274).

[**26**] Danach bleiben statt der speciellen Gestaltungsanlagen der Keimblätter und der Organe blos noch als möglicher Weise von aussen bedingt einige allgemeinste Gestaltungen (s. S. 422), wie die Umbildung der rundlichen, oberflächlichen Morulazellen zu oberflächlich abgeplatteten, sich dicht zusammenschliessenden Zellen, oder wie die von His (13) zur Erklärung einiger Umgestaltungen des

Keimes angenommene Wanderung vieler Zellen des Samenkeimes gegen die Luftquelle hin.

Für die Anlage und Ausbildung der speciellen Organe, auch der Keimblätter aber können wir das Gesetz aufstellen:

Zu der Hervorbringung der typischen Formenbildungen aus dem befruchteten thierischen Ei „bedarf“ es keiner **gestaltenden** äusseren Einwirkung auf das Ei, sondern die formale Entwickelung des befruchteten Eies geschieht zufolge der in dem Ei enthaltenen gestaltenden Kräfte; sie ist „Selbstdifferenzirung des Eies“.

Dies ist der Fall, obschon zur Entwickelung die Einwirkung äusserer Agentien, wie Wärme und Sauerstoff, nöthig ist, welche Agentien aber nicht den Ort und die Gestalt der Bildungen bestimmen; sondern die Zufuhr dieser Kräfte ist blos als allgemeine Vorbedingung der Entwickelungsvorgänge anzusehen, ebenso wie die Aufspeicherung von Nahrungsdotter im Ei oder die Zufuhr flüssiger Nahrung von aussen.

Nachdem wir gesehen haben, dass die Entwickelung des Eies wesentlich durch die in ihm selber liegenden gestaltenden Kräfte vor sich geht, können wir nun zu der Ermittelung der **„Localisation der Entwickelungsursachen innerhalb des Eies“** übergehen.

In dieser Hinsicht legte ich mir (s. S. 153) zunächst die allgemeine Frage vor, ob alle Eitheile zu der normalen Entwickelung des Eies unbedingt nöthig seien, ob daher beim Fehlen eines Theiles des Eies, oder auch nur nach dem Hervorbringen von Unordnung in der Eisubstanz durch äussere Eingriffe die Entwickelungsfähigkeit gleich ganz aufgehoben wird, oder ob etwa bei der statthabenden Entwickelung ganz seltsame fremde, den normalen nicht mehr entsprechende Bildungen aus diesen Störungen resultiren, so dass also nach einer auch nur kleinen Störung der typischen Verhältnisse des Eies gleich ganz fremdartige Producte aus dem Ei hervorgehen würden.

Zur Beantwortung dieser Fragen wurden Eier nach der ersten oder zweiten oder einer späteren Furchung angestochen, und das

Resultat [27] des Eingriffes bis zur Zeit der ersten Differenzirung des Gehirns und Rückenmarkes, der Haftnäpfe und der Urwirbel abgewartet.

Es zeigte sich, dass erstens trotz Entleerung bis etwa $^1/_6$ der Menge des Eiinhaltes ein normaler Embryo entstehen kann; und andererseits boten viele aus anderen, in scheinbar gleicher Weise operirten Eiern hervorgegangene Embryonen bei sonst normaler Beschaffenheit blos circumscripte locale Defecte oder sonstige locale Störungen dar. Diese localen Defecte erwiesen sich bei genauerer Untersuchung auf sehr verschiedene Weise bedingt. Immerhin war aus diesen Experimenten zu folgern, dass nicht alle Eisubstanz zur Entwickelung unbedingt nöthig ist, und dass auf locale Störungen am Ei local beschränkte Störungen am Embryo folgen können; woraus des Weiteren hervorgeht, dass sich die nicht in ihrer Entwickelung gestörten Theile in entsprechendem Maasse „unabhängig“ von den fehlenden oder abnorm gebildeten Theilen zu entwickeln „vermögen“.

Nach diesen Ergebnissen bestrebte ich mich, eine der beiden ersten Furchungszellen ganz von der Entwickelung auszuschliessen (s. Nr. 22).

Die Methode ist einfach. Man giesst das Wasser von den Froscheiern $^3/_4$ Stunden nach der Befruchtung ab und lässt die Eier darauf offen stehen, so dass ihre Hülle bis zum Eintritt der ersten Furchung durch Verdampfung wieder etwas Wasser verliert. Dadurch legt sich die Gallerthülle dem Ei wieder an, und dasselbe kann sich somit nicht mehr so leicht in derselben verschieben; was für eine sichere Operation nöthig ist. Ist die erste Theilung äusserlich vollendet, so wartet man noch einige Minuten und sticht dann mit einer heissen Nadel die Zelle an. Um die Nadel heiss zu erhalten, muss an ihr eine Metallkugel als Wärmeträger angebracht sein. Das Wesentlichste des ganzen Versuches ist, den richtigen Wärmegrad auszuprobiren. Früher gelang es mir nur bei 20 von 100 operirten Eiern gerade blos die eine Zelle zu tödten, in diesem Frühjahr aber bei 80 von 100; während von den nicht operirten Probeeiern keines Abnormitäten bildete. Man sticht von oben oder von der Seite her,

parallel der Furchungsebene in geeigneter Richtung in das Ei, um in die Gegend des Kernes zu gelangen und ihn bei einem geringen Verweilen mit der Nadel von etwa 5—10 Secunden im Ei zu tödten. Hat man das Wasser von den Eiern zu früh abgegossen, schon ehe sie sich in der Gallerthülle mit den hellen Polen nach unten eingestellt hatten, ist ihnen also eine künstliche Stellung aufgezwungen worden, so bildet sich, wie oben schon angedeutet wurde, die normaler Weise als zweite auftretende Furchung, welche kopf- und schwanzwärts scheidet, häufig zuerst, und [**28**] man zerstört dann mit der Nadel anderswerthige Zellen als normaler Weise, mit entsprechend anderem Resultat. Den Mechanismus dieses Anachronismus habe ich des Genaueren dargelegt (s. Nr. 21).

Das Resultat der Versuche, in denen es gelang, eine der beiden normalen ersten Furchungszellen ganz von der Entwickelung auszuschliessen, war nun folgendes: Es entstand aus der unversehrten Eihälfte zunächst eine typische senkrechte Semimorula mit einer halben Furchungshöhle, darauf eine Semiblastula, eine rechte oder linke Semigastrula; und nach der Anlage des Medullarwulstes war ein rechter oder linker Hemiembryo vorhanden. Letztere Stufe ist deutlich als Halbbildung schon äusserlich kenntlich durch ihren einen Medullarwulst, der weiterhin die halben Hirnblasen bildet, durch den einen Haftnapf, durch die eine Reihe der Urwirbel auf dem Querschnitt, ferner durch das halbe Lumen des Urdarmes und in seltenen Fällen auch durch eine viel dünnere Chorda dorsalis als bei einem ganzen Embryo. Immer aber zeigte die vollkommen abgegliederte Chorda statt eines halbrunden einen gerundeten Querschnitt, und meist war die Chorda an diesen Hemiembryones laterales fast oder ganz so dick als an einem ganzen Embryo (s. Nr. 22).

Nicht selten bieten diese Halbbildungen geringe Abweichungen von der normalen Gestaltung dar; es kommen Semiblastulae mit Zellen in der Blastulahöhle, etwas umgeformte Semigastrulae, Hemiembryones laterales mit zu kleinem, ja mit fast oder ganz fehlendem Urdarm mit Verlagerung der Chorda weit seitlich von der Semimedulla vor.

Es bedarf aber keiner besonderen Hervorhebung, dass auch schon ein „einziger“ Fall der Bildung eines reinen wohlgestalteten seitlichen Hemieembryo aus einem halben Ei die „Möglichkeit“ dieser Bildung „beweist“; ich habe jedoch eine ganze Anzahl derselben erhalten und microtomirt.

Die auftretenden formalen Störungen bekunden neben dieser Möglichkeit nur, dass beim Vorhandensein des „ganzen“ Eies die Entwickelung doch noch „sicherer“ vor sich geht, obschon auch eine Eihälfte sich für sich allein normal zu entwickeln „vermag“ (s. S. 453). Und dieser Umstand lässt uns einige Schlüsse auf die Mechanismen der bezüglichen, im ganzen Ei sicherer sich vollziehenden Gestaltungen ziehen.

Wir dürfen also das weitere Gesetz aufstellen: Je „eine“ der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies resp. die Gesammtheit ihrer Nachkommen **vermag** sich nach Vernichtung der Entwickelungsfähigkeit der anderen Zelle als Halbbildung bis zu einem „seitlichen“ halben Embryo mit „einem“ Haftnapf, „einem“ Medullarwulst, halben Gehirnblasen, „einem“ Gehörbläschen, „einer“ Chorda [**29**] dorsalis von halber Dicke, einem halben Urdarm, zur Bildung eines seitlich halben Mesoblast und zur Abgliederung desselben in Urwirbelplatten und Seitenplatten, sowie zur Zerlegung der Urwirbelplatten in die typischen Urwirbel zu entwickeln.

„Ob mit diesem Grade der Entwickelung die obere Grenze der selbstständigen Entwickelungsfähigkeit erreicht ist, vermag ich zur Zeit nicht zu sagen; es liegt aber auch zur Zeit nichts vor, was zu einer solchen Annahme nöthigt, solange die Ernährung noch ohne Blut vor sich geht; denn der bei seiner künstlichen Abtödtung am weitesten entwickelte Hemiembryo sinister der Fig. 5, Taf. VII zeigte keinerlei Absterbeerscheinungen, weder die von mir als Zeichen des beginnenden Absterbens beschriebene Framboisia

embryonalis minor, noch die major. Ueber das Verhalten nach der Bildung der Blutgefässe und des Herzens kann nur die directe Beobachtung entscheiden" (s. S. 449.).

Entsprechende Anstechversuche nach der Bildung der zweiten Furche oder nach der Bildung der eigentlich zweiten Furche als erste liessen erkennen, dass eine gleiche Selbstständigkeit der Entwickelung auch der vorderen und eine fast gleiche auch der hinteren, resp. den beiden vorderen und den beiden hinteren Furchungskugeln und der Gesammtheit ihrer Derivate zukommt. (Genaueres siehe S. 446.)

Ich gebe hier eine microtomirte Semimorula, eine Semiblastula, eine Semigastrula und zwei Hemiembryones laterales, letztere in Querschnitten, herum, und bitte Sie, auch die nicht entwickelte Hälfte zu beachten, um zu constatiren, dass selbst neben den Hemiembryonen in der anderen Hälfte weder Organe noch Keimblätter regulär oder irregulär angelegt sind, noch diese Hälfte in Zellen zerlegt, noch mit normalen Kernen versehen ist, so dass also kein Zweifel vorliegt, dass die operirte Eihälfte von der nicht operirten Hälfte um die ganze Differenz an Gestaltungen überholt ist, die zwischen den genannten Organanlagen und einer nicht cellulirten, zum Theil blasig zersetzten Dottermasse besteht, wobei letztere noch mit weit über eine Zelle grossen, abnormen, in unregelmässigen Gruppen zusammenliegenden roth imbibirten Massen, eventuellen abnormen Kernmassen, durchsetzt ist. Ich bitte Sie, auf diese Entwickelungsdifferenz beider Hälften zu achten, weil von O. Hertwig (4) die Ansicht ausgesprochen worden ist, ich hätte gar keine wahren Halbbildungen, sondern Ganzbildungen hervorgebracht, die aber in Folge der ihnen zugefügten Schädigung aus einem normal und einem anormal entwickelten Theile bestünden.

[**30**] Aus der Thatsache der Entstehung dieser Halbbildungen ist bezüglich des Sitzes der gestaltenden Kräfte das Gesetz abzuleiten:

Jede der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies enthält alle wesentlichen gestaltenden und diffe-

renzirenden Kräfte für die Anlage der halben Gehirnblasen, der Gehörbläschen und der dieser Entwickelungsstufe entsprechenden anderen Organe des Embryo in sich.

Ferner:

Da jede der beiden ersten Furchungszellen sich unabhängig von der anderen zu einer normalen seitlichen Körperhälfte zu entwickeln **vermag**, so ist anzunehmen, dass auch bei der normalen Entwickelung beider Körperhälften jede der beiden ersten Blastomeren, d. h. der „ganze Complex ihrer Nachkommen" sich unabhängig von dem Complexe der Nachkommen der anderen Blastomere **entwickelt**[1]).

„Damit haben wir also erkannt, dass diese Vorgänge der Entwickelung nicht als eine Folge der Zusammenwirkung aller Theile oder auch nur aller Kerntheile des Eies betrachtet werden dürfen; sondern an die Stelle solcher differenzirenden Wechselwirkungen aufeinander tritt die Selbstdifferenzirung jeder der ersten Furchungszellen und des Complexes ihrer Derivate zu einem bestimmten Stücke des Embryo; das gilt sowohl, wenn die zuerst auftretende Furche, wie normal, die rechte und linke, als auch, wenn sie anachronistisch die cephale und caudale Hälfte voneinander scheidet. Jede dieser Furchungskugeln enthält also nicht nur das Bildungsmaterial zu dem entsprechenden Stücke des Embryo, sondern auch die differenzirenden und gestaltenden Kräfte". [S. 449.]

Ich leitete aus diesem Verhalten die weitere Folgerung ab: Die Furchung scheidet den die **„directe** [s. **typische**] **Entwickelung"** des Individuums vollziehenden Theil des Zellleib- und besonders des Kernmateriales nach Qualität und Quantität in typischer Weise und bestimmt mit der dabei stattfindenden Anordnung dieser verschiedenen,

[1]) Genaueres siehe Nr. 33 und W. Roux, Ueber die verschiedene Entwickelung isolirter Blastomeren. Arch. f. Entwickelungsmechanik Bd. 1. S. 603.

gesonderten Materialien zugleich die Lage der späteren differenzirten Organe des Embryo (einschliesslich nachträglicher typischer Materialumlagerungen).

„Ueber die Vertheilung desjenigen Idioplasmas dagegen, welches erst bei der **Regeneration** und der weiter unten kennen zu lernenden **Postgeneration** in Thätigkeit tritt und vielleicht in jeder Zelle, bezw. in jedem Kern sich mehr oder weniger vollkommen vorfindet, ist damit, wie ich ausdrücklich bemerke, nichts präjudicirt. Und ebensowenig soll mit dieser [**31**] Angabe der durch unsere Experimente bereits sicher erkannten Bedeutung der ersten Furchungen gesagt sein, dass im Furchungsstadium nicht noch andere Vorgänge, wie z. B. etwa die Ausbildung vieler verschiedener Qualitäten im Keimmaterial, die Vermehrung des specifischen differenzirten Keimmateriales etc. stattfinden". [S. 450.]

„Wenn danach die erste Furchung das Material der rechten und linken Körperhälfte von einander sondert, also das Keimmaterial „qualitativ halbirt", um mich dieses von mir eingeführten Ausdruckes zu bedienen, so ist dabei doch nicht ausser Acht zu lassen, dass dieses qualitativ, d. h. seiner chemischen und procentischen Zusammensetzung nach beiderseits gleiche Material nicht auch „morphologisch" gleich ist, denn seine Anordnung ist auf der einen Seite derart, dass eine rechte, auf der andern Seite derart, dass eine linke Körperhälfte daraus hervorgeht. In welchem Anordnungsverhältniss diese fundamentale Ungleichheit, die die Grundlage der bilateralen Symmetrie darstellt, zur Zeit der ersten Furche bedingt ist, ob etwa blos in der halbkugeligen Gestalt des Dottermateriales und in deren entsprechend einstellender Wirkung auf die verschiedenen Bestandtheile des Kernes, oder in der selbstständigen Anordnung dieser letzteren, sind Fragen, welche für sich zu beantworten sein werden und welche ich hier blos erwähne, um zu verhindern, dass man mir wieder, wie bezüglich der Bedeutung der indirecten Kerntheilung in Folge zu grosser Kürze, mir durchaus fremde Ansichten unterstellt" (S. 451). Dass die indirecte Kerntheilung derartige qualitative Materialscheidungen ermöglicht, glaube ich

(Nr. 17 und besonders Nr. 20, S. 25—33) zur Genüge dargethan zu haben.

Ich hoffe durch weitere Versuche ermitteln zu können, „ob, bezw. wie weit die Gesammtheit der Nachkommen auch späterer Furchungskugeln für sich selbstdifferenzirungsfähig ist, oder ob die zur erkennbaren ersten Anlage der genannten Organe des Embryo fortschreitende Differenzirung doch an die Coexistenz einer ganzen grösseren Gruppe, etwa aller Nachkommen einer der vier ersten Furchungskugeln gebunden ist, so dass wir in jeder der vier ersten Furchungszellen bereits die kleinsten, so hochgradig selbstdifferenzirungsfähigen Eitheile erreicht hätten; was ich indess trotz des scheinbar dafür sprechenden Mechanismus der Gastrulation nicht vermuthe.“ [S. 452.]

Ich hatte schon früher [S. 207] auf die Nothwendigkeit hingewiesen, die kleinsten selbstdifferenzirungsfähigen Eitheile (der Morula, Blastula, Gastrula) sowie Embryotheile zu ermitteln; und besonders ist festzustellen, ob grössere Zellgruppen in höherem Maasse selbstdifferen- [**32**] zirungsfähig sind als kleinere, und ob dies insbesondere von dem Complex aller Nachkommen einer und derselben Furchungszelle, vielleicht der Morula oder Blastula, gleichfalls in höherem Maasse gilt, als von nebeneinanderliegenden, ebenso grossen Zellgruppen, welche aber blos Theile der Nachkommenschaft zweier oder mehrerer Furchungszellen darstellen und also nicht die Gesammtheit der Nachkommen einer früheren Furchungszelle repräsentiren (s. Nr. 27, S. 288, Anm.).

Gehen wir nun zu den speciellen entwickelungsmechanischen Folgerungen aus dem Vorkommen der Halbbildungen über:

Zunächst sei erwähnt, dass man an den nur in einer seitlichen Hälfte entwickelten pigmentreichen Eiern von Rana fusca oft zugleich einen weiteren Beweis für meine, durch mehrere andere Argumente experimentell begründete Ansicht (s. Nr. 23) erhält, dass das Medullarrohrmaterial nicht oben an der Medianlinie auf der schwarzen Hemisphäre der Morula, sondern neben dem Aequatorrande dieser Hemisphäre liege und von da beiderseits nach abwärts geschoben werde bis zur Verschmelzung in der Medianlinie. Man sieht nämlich, dass

der reichliche schwarze, feinkörnige Bildungsdotter, welcher specifisch leichter ist als die Körner des Nahrungsdotters und daher die Oberseite des Eies bildet, unmittelbar neben der „ventralen“ Seite des Hemiembryo, also entgegengesetzt vom Medullarwulst liegt. Manchmal aber kommt jedoch auch das Umgekehrte vor. Dies erklärt sich wohl dadurch, dass in diesen Fällen der Inhalt der operirten Furchungszelle noch nicht geronnen, sondern noch halbflüssig war zu der Zeit, als die Bildung des Medullarwulstes in der anderen Eihälfte stattfand. Zu dieser Zeit dreht sich das Ei mit seiner ursprünglichen Unterseite in dem Maasse nach oben, als die aus vorwiegend protoplasmatischen, also specifisch leichten Zellen gebildete Medullarplatte in cephalocaudaler Richtung über die ursprüngliche Unterseite des Eies sich erstreckt; durch diese Drehung wird natürlich die anhaftende andere Eihälfte mit ihrer schwarzen Oberseite in entgegengesetzter Richtung nach abwärts bewegt. Wenn diese nicht in Zellen zerlegte Masse nun noch halbflüssig ist, so steigt, wie es Born (11) für die Zwangslage befruchteter, ungetheilter Eier nachgewiesen hat, der Bildungsdotter und der zugehörige Pigmentdotter im Innern wieder auf und gelangt daher im vorliegenden Falle nachträglich neben den einen Medullarwulst zu liegen. Trotz dieser scheinbaren Ausnahmen ist der zuerst angeführte Fall vollkommen beweisend für die ausgesprochene Auffassung, weil es keine Fehlerquell~~e giebt,~~ welche den specifisch leichteren Bildungsdotter „nachträglich“ auf die dem Medullarwulst entgegengesetzte Seite [**33**] des Eies zu bringen vermöchte, wenn letzterer sich oben neben diesem Dotter angelegt hätte; denn es fiele die Ursache für die nachträgliche Umdrehung des Eies fort, da alsdann die specifisch leichtesten Theile von vornherein oben angelegt würden (s. Nr. 31, S. 254 Anm.)

Ferner ist aus dem normalen Verlaufe der Entwickelung der unversehrten Furchungszelle zu folgern, dass die soeben erörterte qualitative Scheidung des Zellleib-, besonders aber des Kernmateriales, welche bei der Furchung unserer Meinung nach stattfinden muss, ohne die Einwirkung der Nachbarzellen richtig vor sich gehen kann, also wohl auch normaler Weise

ohne diese vor sich geht; zweitens, dass der Kern seine für die richtige Anordnung der geschiedenen Materialien wichtige, richtige Stelle und Richtung in der Furchungszelle ohne eine an die Lebensthätigkeit der Nachbarzellen geknüpfte Einwirkung derselben erlangt, und dass das Gleiche bei den späteren Theilungen innerhalb des Nachbarbezirkes der operirten Zelle der Fall ist; weshalb sich diese Unabhängigkeit vielleicht auch ohne einen Irrthum verallgemeinern lassen wird. Weiterhin folgere ich aus diesem Nichtnöthigsein der einen verticalen Eihälfte, dass die **Blastula-** und **Gastrula**gestaltung ohne weitgehende, besonders ohne seitliche Spannungen im Materiale, also auch ohne weitaus sich erstreckende mechanische Wechselwirkungen der Theile vor sich gehen kann, so dass ich demnach geneigt bin, diese typischen Gestaltungen grösstentheils auf active Umordnungen der Zellen zurückzuführen" (S. 452).

Wir ziehen hier daher nur folgende Schlüsse: Die Gastrulation vollzieht sich in jeder Antimere selbstständig; und da ich auch vordere und hintere Halbembryonen, also auch entsprechende Gastrulae, sowie nach Zerstörung von drei der vier ersten Furchungszellen Viertelgastrulae erhalten habe, so ist das Gleiche auch in der cephalen und caudalen Hälfte der Fall. Demnach gilt es auch für die betreffenden Viertel; und wir können mit Berücksichtigung der auch an diesen letzteren beobachteten, wenn auch geringeren, Weiterentwickelung schliessen:

„Die [scil. directe s. typische] Entwickelung der Frosch-**Gastrula** und des **zunächst** daraus hervorgehenden Embryo ist von der **zweiten** Furchung an eine Mosaikarbeit und zwar aus mindestens **vier verticalen**, sich selbstständig entwickelnden Stücken." [S. 455.]

„Wie weit nun diese Mosaikbildung aus mindestens vier Stücken bei der weiteren Entwickelung durch einseitig ge-
[**34**] richtete Materialumlagerungen und durch differenzirende Correlationen umgearbeitet und in der Selbstständigkeit ihrer Theile beschränkt wird, ist erst noch zu ermitteln. Die bekannten Verlagerungen der Dotterzellen während der Gastrulation

sind, sofern letztere nur Reservematerial darstellen, hierbei nur von untergeordneter Bedeutung." [S. 445.]

Diesen Citaten aus meiner früheren Arbeit füge ich jetzt noch hinzu, dass schon nach der Zerlegung des Froscheies in acht Zellen, durch die wagerechte, dritte Furchung die einzelnen Blastomeren die epibolische Gastrulation nicht mehr in den groben Formverhältnissen richtig zu vollziehen vermögen.

„Die Hemiembryones laterales (sowie auch die Asyntaxia medullaris) belehren uns des Weiteren, dass in dem medialen Saum des Urmundes der Semigastrula „lateralis" sich die „seitliche" Hälfte der Chorda dorsalis anlegt, während an der angrenzenden Aussenfläche desselben die Medullarplatte mit dem Medullarwulste gebildet wird. Ausserdem geht auch die Anlage des Mesoblast in der „Dorsalplatte" vor sich. Von Interesse ist, dass die Chorda und der Mesoblast auch gebildet werden an den Stellen, wo der Darmentoblast fehlt, und sogar wenn der Darmentoblast ganz fehlt, wie die in einigen Fällen von Asyntaxia medullaris vorhandene Anentoblastia zeigte [S. 442][1]). Ferner ist es lehrreich, dass sich der seitliche Theil des Ectoblast und die Medullarplatte an dem Umschlagsrande auch bei unseren Halbbildungen voneinander trennen, obgleich keiner dieser beiden Theile des ursprünglichen Ectoblast dann Gelegenheit hat, sich mit seinesgleichen zu vereinigen, sondern zunächst mit einem freien Rande gegen die operirte Hälfte anstösst."

Mit der Bildung eines linken oder rechten halben Embryo war aber die Leistungsfähigkeit der unversehrten Eihälfte nicht erschöpft. Sondern es war aus den speciellen Befunden zu schliessen, dass von ihr aus, an den in ihrer Lage vom Zufall abhängigen

[1]) O. Hertwig (4) giebt S. 428 an, dass selbst in den höchsten Graden von Asyntaxia medullaris noch eine Kopfdarmhöhle, also ein entsprechender Theil des Entoblast vorhanden und somit der von mir für die extremen Fälle gegebene Name Anentoblastia nicht zutreffend sei. Auf Seite 368 berichtet jedoch Hertwig selber von einem bezüglichen Embryo, bei dem jede Einstülpung fehlt, welche die erste Anlage einer Kopfdarmhöhle darstellen würde.

innigsten Berührungsstellen mit der operirten Eihälfte in vielen Fällen eine Ueberwanderung von Kernen und vielleicht auch von anliegenden Protoplasmatheilen (incl. Centrosomen?) in die anstossende, ihrer eigenen Entwickelungsfähigkeit beraubte [**35**] Eihälfte stattfand [S. 473]; diese Kerne vertheilten sich in der grossen Dottermasse; und darauf folgte später eine Zerlegung der operirten Hälfte in Zellen, und zwar nicht wie bei der normalen Theilung eine Zerlegung der ganzen Massen zunächst in zwei annähernd gleiche, also grosse Zellen und danach dieser wiederum in je zwei entsprechend kleinere etc., sondern die Abgliederung erfogte sogleich in kleinere Zellen wie bei der „Nachfurchung" Waldeyer's und der normalen „Dotterfurchung" H. Virchow's (14).

Diese Abgliederung ging stets von der entwickelten Eihälfte aus und schritt von da aus successive in der grossen Dottermasse fort. Ich habe aber auch Fälle beobachtet und beschrieben, in denen man dem nicht vollkommen getödteten ursprünglichen Kern der operirten Eihälfte einen wesentlichen Antheil an der nachträglichen Bekernung der operirten Eihälfte und daher auch an der späteren Zerlegung in Zellen zuerkennen musste [S. 475].

Häufig entwickelte sich die nachträglich bekernte und cellulirte zweite Eihälfte ganz oder zum grössten Theile, oder auch nur zum kleineren Theile unter Abstossung eines entsprechenden unbrauchbaren zersetzten Restes, weiter; und die nachträgliche Ergänzung der ursprünglichen seitlichen Halbbildung zu einem vollkommenen Individuum war das Endresultat; ein Vorgang, den ich als Postgeneration bezeichnet habe, theils in logischem Gegensatze zur Regeneration, theils auch, weil die Identität beider Vorgänge nicht nachgewiesen ist, sondern weil bei der von mir zuerst beobachteten Postgenerationsweise ein wesentlicher Unterschied sogleich constatirt wurde: die Verwendung der Dottermasse der operirten Zelle, die Vertheilung von Kernen in derselben von einer oder mehreren zufällig gelagerten Berührungsstellen aus mit nachträglicher Cellulation dieser Masse [Weiteres siehe Seite 796].

Entsprechendes geschah bei den Hemiembryones anteriores. Die Postgeneration der hier fehlenden hinteren Körperhälfte ging von der entwickelten Hälfte aus und schritt stetig nach hinten fort. Einer Verwechselung mit einem etwaigen blossen Anachronismus der Entwickelung der vorderen und hinteren Hälfte, also mit einer blos verspäteten, aber sonst normal sich vollziehenden Bildung der hinteren Hälfte wird, abgesehen von den inneren Vorgängen, schon durch dieses successive Fortschreiten in der nachträglichen Bildung des fehlenden Stückes von dem bereits hochentwickelten Theile aus vorgebeugt; die Postgeneration der seitlichen Körperhälfte geht gleichfalls vorwiegend in cephalocaudaler Richtung vor sich.

Ueber die Vorgänge der postgenerativen Bildung der Keimblätter in dem nachträglich bekernten und cellulirten Dotter-
[**36**] material liessen sich folgende Arten des Geschehens als für alle drei Keimblätter giltig aufstellen:

„Die Postgeneration der Keimblätter in der operirten Eihälfte geht aus von den schon differenzirten Keimblättern der normal entwickelten Eihälfte, und zwar erst, wenn ein solches Keimblatt mit einer „Unterbrechungsfläche" an die nachträglich cellulirte Dottermasse stösst (S. 498). Die an diesen Stellen begonnene Bildung setzt sich continuirlich in die Dottermasse fort. Gegen den freien Rand der fortschreitenden Keimblattdifferenzirung finden sich stets allmähliche Uebergangsstufen zwischen den indifferenten Dotterzellen und den Zellen des bereits vollkommen differenzirten Keimblattes. Unter Zurückweisung anderer Möglichkeiten kamen wir daher zu dem Schlusse, dass sich diese Differenzirung in dem schon vorher am Orte befindlichen und während der Differenzirung daselbst verbleibenden Materiale, also im ruhenden Dottermateriale durch directe Umbildung der Dotterzellen (bei dem Ecto- und Mesoblast unter gleichzeitiger Theilung derselben) vollzieht."

Bezüglich der Oertlichkeiten der Ursachen dieser Vorgänge liessen sich weiterhin einige Schlüsse ableiten:

„Da das auf die erwähnte Weise nachträglich zu Keimblättern differenzirte Dottermaterial in seinem, den Leib der Zelle bildenden

Materiale durch die Operation vielfach in Unordnung gebracht worden war, und da auch das Kernmaterial der aus ihm nachträglich gebildeten Zellen nicht durch eine typische Vertheilung seinen Platz erhalten hatte, sondern, von dem Furchungskern theils der operirten, theils der nicht operirten Eihälfte abstammend, zufälligen Momenten seine Lagerung verdankte, so konnte die für die normale Entwickelung denkbare Annahme, dass an typischen Orten immer typisches, zu ganz bestimmter, selbstständiger Entwickelung befähigtes Material gelagert sei, und dass deshalb eine ordentliche Keimblattbildung vor sich gegangen sei, in diesem Falle nicht zulässig erscheinen. Sondern wir müssen schliessen, dass die Ursache für diese typische Weiterbildung der Keimblätter der entwickelten Hälfte innerhalb der noch unentwickelten Eihälfte auf Kräften beruht, welche von den Blättern der entwickelten Hälfte ausgehen." (S. 508.)

An den Stellen, wo zufällig der Ectoblast mit seiner Oberfläche an die Dottermasse stösst, findet dagegen keine Differenzirung in derselben statt; ebenso setzte sich die Differenzirung von Ecto- und Mesoblast nur in Richtung der Ausdehnung der Schicht in die indifferente Dottermasse fort. Es scheint daher die Thatsache vorzu- [**37**] liegen, dass

> blos von den „**Seitenflächen**" der Epithelien eine differenzirende Wirkung auf anliegende indifferente Zellen ausgeht, jedenfalls „nicht" von ihrer „Oberfläche" und vielleicht auch nicht oder nur in geringerem Maasse von ihrer „Basalfläche" also nicht von den „polaren" Flächen.

Wenn dabei auch von etwas schiefstehenden Seitenflächen differenzirende Wirkung rechtwinkelig zu ihr ausgeht, so kann trotz dieser Beschränkung der Differenzirungsrichtung die postgenerirte Schicht bald dicker, bald dünner werden und typische Biegungen erfahren, wie es der Natur entspricht. Dieses anscheinend fundamentale Verhalten bedarf natürlich vielfacher weiterer Beobachtung.

Diese abhängige Differenzirung hielt ich nicht für einen ganz neuen, der normalen Entwickelung fremden, etwa blos der Post-

generation und der Regeneration eigenen Modus; sondern ich sprach in meiner Arbeit schon die Vermuthung aus (s. S. 510 und 513), dass hier vielleicht blos eine Heterotopie von Vorgängen vorliegt, welche auch bei der normalen Entwickelung sich vollziehen.

„Es ist ferner von hoher Bedeutung, dass die unversehrte Eihälfte, während sie selber noch in rascher typischer Differenzirungsfolge begriffen ist, Zellkern- und vielleicht auch Zellleibmaterial abgeben kann, ohne dass dadurch im Gange ihrer Entwickelung eine erkennbare Störung eintritt“ (S. 517).

Zum Schlusse der Arbeit machte ich noch eine Anwendung der neuen Ergebnisse auf die Möglichkeit der Ableitung von Doppelbildungen, indem ich sagte:

„Mit der im Vorstehenden festgestellten, noch vor wenigen Jahren von mir selber für unmöglich gehaltenen Thatsache, dass von der, auf dem Wege der Selbstdifferenzirung, primär gebildeten seitlichen Hälfte des Embryo aus die fehlende Hälfte durch abhängige Differenzirung aus einem nicht selbst differenzirungsfähigen Eimaterial nachgebildet werden kann, haben wir vielleicht eine neue Möglichkeit erworben, die Entstehung von Doppelbildungen abzuleiten. Hierbei ist wichtig, dass die nachträgliche Bildung von den freien, der eigentlichen Medianebene entsprechenden Rändern der Keimblätter ausgeht, und dass sie successive und so weit fortschreitet, als zur abhängigen Differenzirung fähiges Material vorhanden ist.“

„Die Möglichkeit solcher Entstehung von Doppelbildungen ist zugleich geknüpft an die Präexistenz einer anderen Missbildung, nämlich an die unvollkommene oder ganz ausgebliebene Vereinigung der beiden Medullarwülste, also an die von mir kurz geschilderte Asyn-
[**38**] taxia medullaris totalis bezw. partialis. Hierbei endigen das Hornblatt, die Semimedulla, die Semichorda und unterhalb der Chorda das Mittelblatt frei. Sofern nun im Bereiche des weiten Auseinanderstehens der Entoblast noch eine Zeit lang fehlt und die genannten Organe sich nicht zu sehr einrollen, so stossen diese Halborgane direct an Dotterzellen, in welchen dann nach obiger Erfahrung die

abhängige Differenzirung vor sich gehen könnte. Jede Antimere würde in dem Dotter unter Umwandlung desselben, räumlich successive fortschreitend, so weit ein Stück der anderen Hälfte postgeneriren, bis beide Bildungen in der Medianebene des ganzen Eies zusammenstossen. In dieser Berührungsebene müssen dann die nachträglich gebildeten Stücke von seitlichen Körperhälften mit einander entsprechenden Theilen zusammentreffen, sofern die Bildung von beiden Seiten her annähernd gleichmässig erfolgt. Wir erhielten dann also auf eine secundäre Weise unvollkommene Doppelbildungen, welche dem in der Sache schon von MECKEL deutlich beschriebenen, von mir benannten Gesetz der doppelten Symmetrie der Organanlagen entsprechen. Namentlich würde auf diese Weise die Duplicitas dorsalis hervorgehen können, und zwar häufiger die Duplicitas dorsicaudalis, seltener dorsicephalica". (S. 517.)

Diese neuere Möglichkeit der Entstehung von Doppelbildungen, welche dem Gesetz der doppelten Symmetrie entsprechen, beschränkt damit zugleich die früher von mir in Uebereinstimmung mit BERNHARD SCHULTZE, HERMANN FOL und F. MARCHAND (s. S. 332) ausgesprochene Ansicht, dass diese Doppelbildungen schon vor der Vollendung der ersten Furchung angelegt werden „müssten", und zwar deshalb, weil für diese doppeltsymmetrischen Doppelbildungen das Eimaterial, welches ihnen die Entstehung giebt, um die Hauptsymmetrieebene symmetrisch gelagert und beiderseits gleich beschaffen sein muss. Da somit diese Ebene vollkommen sich verhält wie die normale erste Furchungsebene, welche gleichfalls alles Eimaterial qualitativ halbirt, schien es nöthig, dass diese Doppelbildungen schon zur Zeit der ersten Furchung angelegt sein müssen, und dass ihre Entwickelung mit einer äusserlich normalen „einfachen" ersten Furchung beginnen muss; eine Auffassung, welche im Jahre darauf durch die sorgfältigen experimentellen Untersuchungen von BORN (12), wider seine eigene Erwartung, bestätigt wurde. Zu diesem Modus hätten wir nun vielleicht einen neuen, zu demselben Endergebniss führenden kennen gelernt (s. S. 518 Anm.).

[**39**] Eine weitere Arbeit über unser Thema rührt von einem

Schüler POUCHET'S, L. CHABRY (1) her. Er experimentirte an Ascidieneiern (Ascidia aspersa)[1]).

CHABRY bringt das Ascidienei in eine Röhre von gleichem Durchmesser als das Ei und sticht mit einem Glasfaden unter gleichzeitiger Beobachtung mit dem Microscop eine einzige Zelle an. Diese Zelle stirbt sogleich ab, indem sie körnig wird. Der Tod der Zelle durch blosses Anstechen ist nach CHABRY den Ascidien allein eigen, er hat ihn nirgend anderswo gefunden[2]).

Durch Zerstörung einer Zelle nach der ersten Furchung dieses Eies rundet sich die überlebende Zelle fast zur Kugel; sie theilt sich, und auf dem Stadium der Viertheilung dieser Zelle verschieben sich die vier Furchungszellen gegeneinander, bis das Ganze die Form einer Kugel bildet. Nach der weiteren Theilung bildete sich gleichwohl daraus eine typische halbe Morula, eine halbe Gastrula, schliesslich eine rechte oder linke Halblarve, also ein halbes Individuum. Nach Zerstörung der beiden vorderen Zellen des viergetheilten Eies entsteht ein hinteres Halbindividuum; also die potentiell in den beiden hinteren Zellen enthaltenen Organe entwickeln sich allein. Ebenso kann man bei Ascidien auch Viertel- und Dreiviertelindividuen erhalten.

Alle diese Halbbildungen sind nach CHABRY definitive; und die angestochene Zelle ist auch definitiv todt. Sie unterliegt also nicht, wie es beim Froschei häufig war, einer Wiederbelebung und nachträglichen Verwendung zur Ergänzung der Halbbildung.

CHABRY konnte die Anstichmethode des Weiteren verwenden, um die Anfangszellen jedes Organes aufzufinden, was durch die directe Beobachtung der normalen Entwickelungsstadien nicht möglich war. Er hat so die Furchungszellen aufweisen können, welche dem Auge, dem Otholithen, der Chorda dorsalis, dem Atrium und den Haftpapillen den Ursprung geben. Er resumirt sich dahin: Jede

[1]) Ueber das zeitliche Verhalten von CHABRY'S Versuchen zu den von mir angestellten siehe Nr. 31, S. 260.]

[2]) Dies Object hat also den grossen Vortheil vor dem Froschei voraus, dass jede angestochene Zelle rasch und in toto abstirbt, während wir beim Froschei die grösste Mühe hatten, eine ganze Zelle zu tödten, ohne so gewaltsam vorzugehen, dass nicht gleich das ganze Ei mitgetödtet wurde.]

Furchungszelle hat, wenigstens bis zum Sechzehnzellenstadium eine bestimmte Potenz, sie entspricht einem bestimmten Theile des Thieres; wenn man eine dieser Zellen zerstört, erhält man eine Defectbildung.

Ein Mal sah (S. 135) er, dass ein linkes halbes Individuum einen Augenfleck bildete, wie er normal nur auf der rechten Seite vorkommt. CHABRY deutet diese Erscheinung dahin, dass beim Fehlen der rechten Hälfte ein in der linken Furchungskugel des zweiten Stadiums vorhandenes Rudiment zur Entwickelung komme. Gegen Regenerationsthätigkeit spreche, dass blos dieser eine Theil der rechten Körperhälfte gebildet werde. Zum Schlusse seiner Arbeit jedoch spricht er sich in Bezug auf dieses Factum etwas weitergehend folgendermaassen aus:

[**40**] „Es scheint mir, dass durch den Tod einer Zelle das Vermögen der überlebenden Zellen verändert wird; dass sie alsdann Theile hervorgehen lassen, welche sie ohne diesen Umstand nicht hervorgebracht haben würden".

Betrachten wir die von CHABRY abgebildeten Halblarven, sowohl die von selber entstandenen der Figuren 110 und 111, sowie die durch Anstich erzeugten 132 und 133, so fällt auf, dass sie ringsum durch Ectoblast bekleidet sind, dass sie keine offene Unterbrechungsfläche mehr darbieten, sondern dass die Defectstelle vollkommen vom Ectoblast verschlossen ist. Ebenso scheinen mir auch schon die abgebildeten Semigastrulae (Fig. 108 u. 129) nicht mehr diesen Namen zu verdienen, sondern schon completirt zu sein. CHABRY will jedoch darin keine Re- oder Postgeneration sehen, wie er noch jüngst brieflich gegen mich aussprach, da die Vereinigung sich auf die Keimblätter beschränkt und keine Postgeneration der fehlenden Organe bei Ascidien stattfinde.

Immerhin beweisen seine Abbildungen meiner Meinung nach, dass von der entwickelten einen der beiden ersten Blastomeren aus mehr gebildet werden kann, als einer reinen Halbbildung zukommt, so dass principiell ein, wenn auch nur geringer, Grad von postgenerativem Vermögen sich bekundet, welches schon auf der Gastrulastufe zu wirken beginnt.

Da bei den Ascidien die operirte Zelle stets dauernd unbrauch-

bar ist, findet diese, wenn auch nur geringe, Postgeneration hier also allein auf Kosten des entwickelten Blastomers statt, nicht unter Verwendung des Dotters der anderen Hälfte, wie ich es bisher vom Frosch beschrieben habe. Dieser Unterschied ist allerdings kein erheblicher, da die idioplastischen Fähigkeiten ja nicht wesentlich in der grossen Dottermasse, sondern im Kernmateriale und vielleicht noch in den dem Kern eng angeschlossenen und bei der Transmigration der Kerne wohl mit übertretenden Centrosomen liegen.

Wir sehen also, dass die Resultate der Versuche CHABRY's in den wesentlichen Puncten mit den meinigen übereinstimmen; durch dieselben wurde das von einem Wirbelthiere geschilderte Verhalten auch für niederste Chordonier als giltig erkannt.

Eine weitere wesentliche Bereicherung erfuhren unsere bezüglichen Kenntnisse durch die Züricher Zoologen H. DRIESCH und CARL FIEDLER, welche beide gleichzeitig und unabhängig von einander den Entschluss gefasst hatten, meine Versuche an Echinodermen nachzumachen, um an diesem in mancher Beziehung günstigeren Material vielleicht manches Neue zu ermitteln.

[**41**] Der eine dieser Autoren experimentirte in Neapel, während der andere in Triest dasselbe Thema bearbeitete.

FIEDLER (3) operirte insofern mit weniger Glück, als es ihm nicht gelang, seine operirten Eier über das Gastrulastadium hinaus zu erhalten. Er stach die Eier, besonders von Echinus microtuberculatus, nach der ersten Eitheilung an und verwande schliesslich ausserdem noch die von den Gebrüdern HERTWIG für die Absonderung von Theilen des unbefruchteten Eies angegebene Methode des Schüttelns der Eier seinerseits zur Trennung der beiden ersten Furchungskugeln von einander. FIEDLER fand Folgendes:

Trat nach dem Anstich an einem der beiden Blastomeren eine erhebliche Protoplasmamenge aus, so rundete sich das Blastomer und theilte sich weiter wie die andere unversehrte Zelle; nur waren ihre Nachkommen längere Zeit an ihrer Kleinheit kenntlich; die Blastula war entsprechend asymmetrisch gestaltet, aber schliesslich ging ein normaler Embryo hervor.

Wurde jedoch nach dem Anstich der Kern der Zelle entleert, was bei diesem Material leicht zu sehen ist, so entwickelte sich diese Zelle nie weiter. Die unversehrte Zelle entwickelte sich danach zu einer typischen Semimorula verticalis, von der Gestalt einer halben Kugelschale, indem sie aus zwei kleinen Zellen des ersten, vier des zweiten und vier des dritten, die normale Morula bildenden Zellkreises bestand und dieselbe Anordnung dieser Zellen zu einander wie in einer entsprechenden Hälfte einer ganzen Morula besass. Auch auf der Halbbildung des achtundzwanzigzelligen Stadiums zeigte sich dasselbe. Weiterhin zog Fiedler einige Semiblastulae und vielleicht noch Semigastrulae heran. Als danach Absterben eintrat, näherten sich auf der Blastulastufe bereits die Ränder der halben Kugelschale einander.

Bei Anstich zweier Zellen nach der zweiten Furchung entstand immer dieselbe Art der Halbbildung, einerlei, ob die Zerstörung beide Abkömmlinge der Zelle, oder je einen Abkömmling beider Zellen betraf. „Die vier ersten Blastomeren sind somit noch untereinander gleichwertig, sowohl in äusserer Gestalt wie inhaltlich, d. h. ihrem entwickelungsgeschichtlichen Werthe nach.“ Die acht ersten Blastomeren sind dagegen blos äusserlich gleich, denn durch Schütteln isolirte Vierzellen-Gruppen, welche äusserlich nicht zu unterscheiden waren, lieferten bei der nächsten Theilung ganz verschiedene Achtergruppen von Blastomeren und zwar acht gleich grosse Zellen, oder sechs grössere und zwei kleinere, oder vier grössere und vier kleinere Zellen. Daraus schliesst Fiedler zugleich mit Recht [**42**] auf die entsprechende Selbstdifferenzirung der Blastomeren, da gleich gestaltete und in gleichen äusseren Bedingungen befindliche Zellgruppen so verschiedene Producte lieferten.

Während Fiedler seine Halbbildungen nur bis zur Blastulastufe lebend erhalten hat, gelang es H. Driesch, seine Gebilde weiter bis zur ausgebildeten Pluteuslarve zu züchten.

Seine Ergebnisse stellen einen weiteren grossen Fortschritt unserer Erkenntniss dar.

Driesch (2) arbeitete von vornherein ausschliesslich mit der Schüttelmethode. Indem er dieselbe auf Eier anwandte, welche durch

die erste Furche getheilt waren, gelang es ihm häufig, beide Eihälften von einander zu trennen; wonach allerdings die eine Hälfte gewöhnlich abstarb.

Die überlebende Zelle furchte sich und bildete zunächst, entsprechend dem Befunde FIEDLER's, eine typische Semimorula in Gestalt einer hohlen Halbkugel. Im weiteren Verlauf der Entwickelung aber krümmten sich die diese Oeffnung umgrenzenden Randtheile gegeneinander und schlossen sich schliesslich zusammen; damit war aus der früheren Semimorula eine vollkommene Blastula, aber von entsprechend geringerer Grösse als aus einem ganzen Ei, hervorgegangen. Daraus entstand eine kleine Gastrula und eine typisch gestaltete und im Innern normal gebaute ganze kleine Larve des Pluteusstadiums.

DRIESCH hat also dargethan, dass eine, und daher auch wohl unter Umständen jede der beiden ersten Furchungszellen der genannten Seeigel eine normal gebildete, der Form nach ganze Larve aus sich hervorgehen lassen „kann".

DRIESCH will für diese kleinen, aus einem halben Ei hervorgegangenen, ihrer Organisation nach aber ein ganzes Individuum darstellenden, also in sich vollkommenen Gebilde den Namen „Theilbildungen" einführen, um sie von meinen „Halbbildungen" zu unterscheiden. Diese Namengebung halte ich indess nicht für ganz zweckmässig. Denn da ich und CHABRY ausser den Halbembryonen auch Dreiviertel- und Viertelembryonen resp. Gastrulae hervorgebracht haben, so ist **Theilbildung** oder **Theilgebilde** s. Meroplast [von *τὸ μέρος*, der Theil und *πλαστόν* gebildet, nicht zu verwechseln mit *ὁ βλαστός* der Keim] der angemessene zusammenfassende Name für alle diese unvollkommenen Gebilde. Ich möchte daher vorschlagen, die Gebilde DRIESCH's kleine Ganzbildungen, s. Microholoplasten [von *μικρός* klein, *ὅλος* ganz] oder besser *Halbei-Ganzbildungen*, z. B. *Halbei-Ganzembryo* zu nennen.

Nach ihrer Abkunft von einem halben Ei haben wir nach den vorstehend mitgetheilten Thatsachen also zwei verschiedene *Halbeibildungen* (s. Hemiooplasten [von *ἡμι* = halb und *τὸ ᾠόν* das Ei] speciell *Halbei-Embryonen*) kennen gelernt: erstens *Halbgebilde*,

Hemiplasten, z. B. halbe Embryonen oder halbe Gastrulae, und *Halbei-Ganzbildungen*, Hemioo-Holoplasten. Sollte es gelingen, auch [**43**] aus einem Viertelei eine Ganzbildung zu ziehen, so müsste diese als Viertelei-Ganzbildung unterschieden werden. [Der allgemeine Name ist *Eitheil-Gebilde* z. B. Eitheil-Embryonen: **Halbei-Embryonen, Viertelei-Embryonen**; und diese können also Ganzbildungen, z. B. Ganzembryonen (s. S. 796) oder Theilbildungen z. B. Halbembryonen, Viertelembryonen sein. Statt Driesch's Anwendung des Wortes „Theilbildung" wäre also vollständiger und dabei bezeichnender zu sagen: **Eitheil-Bildung**, z. B. Eitheil-Embryo, speciell: halber oder ganzer Halbei-Embryo s. Nr. 28, S. 619.]

Driesch erwähnt am Eingang seiner Schrift, dass von meiner Arbeit über die halben Embryonen blos der erste Theil (über die Entwickelung der unversehrten Eihälfte) auf seine Mittheilung bezügliches Interesse habe. Dieser Irrthum hat ihn übersehen lassen, dass im zweiten Theil meiner Arbeit im Wesentlichen dasselbe geschildert wird wie in der seinen: die Entstehung einer Ganzbildung aus einer Halbbildung unter Verwendung von Kern- resp. sonstigem Zellmaterial der entwickelten Hälfte. Der Unterschied besteht blos darin, dass beim Froschei das Dottermaterial der operirten Hälfte ganz oder zum Theile mitverwendet wurde, und dass es Fälle giebt, in denen auch Material von dem Kern der operirten Hälfte, wenn dieser nicht genügend zerstört war, wieder mit in Verwendung kam. Doch hat das Ergebniss Driesch's eine grosse Präcision vor dem meinigen voraus.

Das erwähnte Uebersehen lässt Driesch einen principiellen Gegensatz zwischen seinen Ergebnissen und den meinen finden; und derselbe Irrthum kehrt dann bei O. Hertwig wieder.

Ferner stellt Driesch sein Resultat in einen fundamentalen Gegensatz zu His' Princip der organbildenden Keimbezirke; und er glaubt, die Unrichtigkeit dieses Principes wenigstens für die Echinodermen folgern zu müssen, da z. B. das Randmaterial einer linken Semimorula normaler Weise Substanz der Mediangegend liefern würde, während es nach dem Zusammenschluss des Randes zur Bildung einer

kleinen ganzen Blastula (Microholoblastula) auf die rechte Flanke des späteren Pluteus kommt.

Im Anschluss daran betont DRIESCH: „Man kommt über die ganz fundamentale Verschiedenheit der Rolle, welche dasselbe Keimmaterial, je nachdem eine Ganz- oder zwei „Theilbildungen" aus dem Ei entstehen — und eben dies kann man künstlich bewirken — zu spielen berufen ist, nicht heraus." Dieser Auffassung möchte ich unter diesen Umständen zunächst die Frage entgegenstellen, ob wirklich ganz dasselbe Keimmaterial hierbei thätig ist, ob nicht vielmehr Idioplasma in Thätigkeit tritt, welches an der normalen Entwickelung sich nicht betheiligt [s. S. 450].

Eine weitere Folgerung des Versuches von DRIESCH ist, dass, wenn beide ersten Furchungszellen durch das Schütteln getrennt werden, ohne dass eine davon verletzt wird, jede derselben sich zu einer Ganzbildung entwickeln wird, dass also durch die Trennung Zwillingsbildung aus **einem** Ei veranlasst werden kann, was [**44**] ihm auch auszuführen gelungen ist. Wenn dasselbe geschehe, auch bei nicht vollkommener Trennung der beiden Eihälften, dann könnten auf diese Weise auch Doppelbildungen entstehen; und das scheint DRIESCH wenigstens in einem Falle erreicht zu haben. Bei diesen Versuchen kam zugleich ein ganz besonderes Verhalten zur Beobachtung.

Von vielen nach der ersten Theilung geschüttelten Eiern wurden in manchen Fällen die beiden Hälften nicht völlig getrennt, sondern unter starker Dehnung der Eihaut der sonst im Zweizellenstadium ziemlich enge Contact der Furchungszellen nur gelockert. Von diesen Eiern bildeten sechs je eine eingeschnürte Morula, welche sich zu eingeschnürten Blastulae weiterhin entwickelten. An den Blastulae erst bildeten sich die Einschnürungen weiter aus bis zum Zerfall in zwei gleiche Microholoblastulae. Auch Theilung einer Blastula in eine Dreiviertel- und eine Einviertelblastula wurde beobachtet. DRIESCH spricht sich über dieses auffällige Verhalten nicht weiter aus.

Ich deute dasselbe in folgender Weise: Die einge-

schnürte Morula bestand aus zwei Halbbildungen oder sonstigen zwei Theilbildungen eines Ganzen. Da beide Theile zu weit von einander entfernt waren und sich nicht in der normalen Weise und Ausdehnung berührten, erwachte in jedem Theil das Postgenerationsvermögen; jeder Theil änderte sich innerlich zu einer Ganzbildung, zu einem Microholoplasten um, und auf der Vollendung dieser Stufe lösten sich beide von einander [s. Nr. 27, S. 294 und Nr. 28, S. 657; Nr. 30 S. 150, Anm.].

In einem Falle jedoch theilte sich eine zuerst nicht eingeschnürte Blastula nicht ganz durch; und indem jeder von beiden verbundenen Theilen sich weiter entwickelte, entstand eine Doppelgastrula, eine doppelte Prismengastrula, darauf schliesslich ein doppelter Pluteus: also eine echte Doppelbildung mit bleibender Verbindung beider Individuen.

Vergleichen wir die Ergebnisse an Echinodermen mit den am Frosche und an Ascidien gewonnenen, so stimmen sie im Principiellen mit ihnen überein. Aus jeder der beiden Blastomeren entsteht wieder zunächst eine typische Halbbildung, eine wohlgestaltete halbkugelige hohle Semimorula. Bei den Echinodermen aber tritt auf dieser frühen Stufe schon Zusammenschluss zu einem Ganzen auf, und darauf erfolgt Weiterbildung als Ganzes zu einer typischen kleinen Ganzlarve.

Die Unterschiede der Ergebnisse an Fröschen, Ascidien und Seeigeln sind also blos zeitliche und quantitative, aber keine principiellen. Die Postgeneration findet bei Echinodermen sehr frühzeitig statt (auch beim Frosch kann sie, jedoch nur bei Verwendung des Dotters der [**45**] operirten Seite [sofern derselbe nur wenig verändert worden ist und daher die Wiederbelebung sehr rasch erfolgt (s. S. 799 und 476)] schon auf der Morulastufe beginnen und wird eine vollkommene, wie gleichfalls beim Frosche[1]).

[[1]) Auch F. Keibel (Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines, in Schwalbe's morph. Arb. III, 1893, S. 120) spricht sich dafür aus, dass bei der Ergänzung der Halbbildungen der Seeigel Re- resp. Postgeneration vorliege.]

Ich habe nun meiner früheren Arbeit nachzutragen, dass es mir gelungen ist, auch beim Frosch aus einem *halben Ei ohne Betheiligung der anderen,* operirten *Furchungszelle* einen *ganzen Embryo,* also einen richtigen Hemioholoplasten, *Halbei-Ganzembryo,* heranzuziehen.

Noch in dem für mich gegründeten entwickelungsmechanischen Institut der Universität zu Breslau versuchte ich, die eine der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies ganz zu entleeren, indem ich mit einer feinst ausgezogenen Glascanüle eine Furchungskugel und die Gallerte durch und durch stach, darauf die Spitze der Canüle bis in die Zelle zurückzog und den Zellinhalt mit halbprocentiger Kochsalzlösung ausspülte. Es zeigte sich jedoch, dass, wie ich schon aus den früheren Anstechversuchen erschlossen hatte, beim Froschei die beiden ersten Furchungszellen nicht genügend voneinander gesondert sind, um „eine" allein entleeren zu können. Meine Hoffnung nach vollkommener Entleerung der einen Zelle die andere sich runden zu sehen, wurde zwar zunächst [zum Theil] erfüllt, doch füllte sich bald die anhängende Rinde der anderen Zelle zum Theil und keines der so operirten Eier entwickelte sich. So musste ich es aufgeben, die früher geäusserte Vermuthung [s. S. 451] zu prüfen, ob aus dem einen der beiden Blastomeren, sofern es sich zur Kugel runden könne, sogleich eine Ganzbildung hervorgehe; was nach dem Ergebnisse CHABRY's am Ascidienei, dass die eine der beiden Zellen sich fast zur Kugel rundete, aber gleichwohl eine Semimorula bildete, auch nicht mehr wahrscheinlich war. [Genaueres siehe im Arch. f. Entwickelungsmechanik Bd. I, S. 597 u. f.]

Dagegen hatte ich schon zur Zeit meiner ersten Arbeit einige Male Andeutungen erhalten, dass zu späterer Zeit, von der weit entwickelten „Halbbildung" aus, frühestens von der Semigastrula Schritte eingeleitet wurden, welche bei weiterer Fortsetzung zu einer *Umwandlung der Halbbildung in eine Ganzbildung ohne Betheilignng der operirten Eihälfte* führen konnten. Es entstand nämlich einige Male eine vom Ectoblast ausgehende Ueberhäutung der Unterbrechungsfläche der Halbbildung. Ich habe diese

Beobachtung damals nicht mitgetheilt, weil ich diese Arbeit überhaupt nur als eine „Abschlagszahlung“ an das behandelte Thema auffasste und bezeichnete und daher beabsichtigte, bald eine ergänzende Abhandlung ihr folgen zu lassen, ein Vorsatz, welcher aber durch meine Uebersiedelung in den Hintergrund gedrängt wurde. Jedoch habe ich noch in Breslau *mehrere Halbei-Ganzembryonen* gezogen und das Experiment in diesem Frühjahr mit Erfolg wiederholt.

[**46**] Seltener schon an Semigastrulae, häufiger erst an Hemiembryones laterales, welche mehrfach mit der Pincette etwas gedrückt worden waren, um die Berührung der Halbbildung mit der todten Eihälfte zu lösen, wölbten sich später die Randtheile der Halbbildung gegen einander unter „Wachsthum“ des äusseren, später auch des mittleren Keimblattes. Im Fortschreiten dieses Vorganges wurde schliesslich der Defect, zuletzt gewöhnlich etwas caudal von der urprünglichen Mitte desselben, geschlossen. Schon ehe dies geschehen war, ging von dem Kopftheil der Semimedulla eine Postgeneration der fehlenden Gegenhälfte unter Bildung einer zunächst dünnen Abschlussplatte vor sich, welche sich dann in cephalo-caudaler Richtung ausdehnte, während gleichzeitig die früher postgenerirten Theile sich verdickten und die Beschaffenheit der anderen Hälfte annahmen; auch die Gehörblase der postgenerirten Seite ist an meinem ältesten Embryo schon in normaler Grösse ausgebildet, desgleichen der postgenerirte Haftnapf, wie Sie an der hier gegebenen Abbildung und an dem herumgereichten Querschnittspräparate sehen werden. Ich habe in Breslau vier und in diesem Frühjahre bei einem einzigen Versuche acht solche Halbei-Ganzbildungen erhalten und auf verschiedenen Stufen der Entwickelung getödtet[1]). Genaueres werde ich in einer besonderen Publication nach weiterer Vermehrung des Materiales mittheilen (s. Nr. 31, S. 255 Anm.)

Einen entsprechenden Befund, Hemiembryo lateralis mit Postgeneration habe ich (S. 540) auch an dem Extraovat

[1]) Zwei solcher Halbeiganzbildungen des Frosches wurden unter dem Demonstrationsmicroscop herumgegeben; die eine war noch in Contact mit der nicht entwickelten Eihälfte.

eines nach der ersten Furchung mit der kalten Nadel angestochenen Froscheies gemacht: Die angestochene Zelle selber hatte sich nicht entwickelt; dagegen hatte das Extraovat, in welches jedenfalls der Zellkern übergetreten war, einen bei der Conservirung bereits in Postgeneration befindlichen Hemieembryo lateralis gebildet, denn es war die der Medianebene entsprechende Seite des Hemiembryo schon grösstentheils durch die Ecto- und Mesoblastschicht bedeckt.

Von Interesse wäre es nun, die Ursache zu ermitteln, warum die rein hemiooplastische Postgeneration beim Frosch so viel später als bei den Echinodermen einsetzt. Dies kann ein Mal bedingt sein durch das Anhaften der operirten Eihälfte an der zur Halbbildung entwickelten anderen; unter diesen Umständen hat auch Chabry ältere unzweifelhafte Halbbildungen gewonnen, so die in Fig. 75 und 76 abgebildete rechte Halbbildung mit bereits entwickelter Chorda dorsalis. Zweitens liegt es nahe, an die wesentliche Verschiedenheit beider Eier im Dotterreichthum anzuknüpfen; die Echinodermen- und die Ascidieneier unterliegen bei ihrem geringen Dottergehalt der totalen, fast gleichmässigen Furchung; die Zellen sind alle [**47**] mehr gleich gross, also wohl auch annähernd gleich mobil und können sich somit leichter gegeneinander wölben, als bei dem zwar auch total aber stark inäqual gefurchten nahrungsdotterreichen Froschei, in welchem eine grosse träge Masse von, meiner Meinung nach noch indifferenten Dotterzellen, grösseren vitalen, zumal atypischen Umgestaltungen einen erheblichen Widerstand entgegensetzt.

Man könnte denken, wenn auch auf früher Stufe der Entwickelung schon die Folgen des Defectes „zuerst“ in den an der „Unterbrechungsfläche“ selber gelegenen Zellen alterirend eintreten, und die schlummernden Postgenerationsfähigkeiten der bezüglichen Kernbestandtheile (oder auch des Centrosoma?) zur Thätigkeit erwecken, so sind doch die von dem trägen Dotterzellmateriale gesetzten Widerstände für die erfolgreiche Bethätigung dieser Mechanismen noch zu gross; schon deshalb, weil für die erfolgreiche hemiooplastische Postgenera-

tionsthätigkeit eine Einbiegung der Defectränder gegeneinander hin nöthig zu sein scheint. So lange diese nicht stattgefunden hat, wurde an den Hemiembryonen des Frosches kein Plus von Organanlagen gebildet. Man könnte annehmen, es hätte doch die Bildung fehlender Theile auch frei nach aussen durch Sprossung erfolgen können. Dass aber andererseits Verschluss der Unterbrechungsfläche nicht nöthig ist, bevor weitere Organanlagen erfolgen, zeigen die Fälle mit starker Ergänzung der Medullarplatte bei noch nicht ganz geschlossenem Defect. Die Gegeneinanderkrümmung der Unterbrechungsränder beweist, dass die Theile sich nicht mehr wie bisher auseinanderzuhalten vermögen, sondern dass sie zusammenstreben. Dies zeigt besonders deutlich die halbkugelschalenförmige Semimorula der Seeigel, an welcher plötzlich die Selbsterhaltungsfähigkeit dieser Form aufhört und eine neue Gestaltung beginnt, die rasch zum Abschluss gelangt.

Dass früh schon das Fehlen der normalen Nachbarschaft in den zunächst betheiligten Zellen sich bemerkbar macht, ersehen wir aus der Postgeneration unter Verwendung des Dottermateriales der operirten Eihälfte: Es kann schon zur Zeit der jüngsten Semimorula Kernmaterial in die operirte Hälfte übertreten und dieselbe in grosse Stücke zerlegen, sofern die operirte Hälfte nicht erheblich verändert ist (s. S. 795). Je stärker dieses Dottermaterial verändert war, um so später erst fand Kernübertritt statt, und um so kleiner waren die danach immer zuerst neben der entwickelten Hälfte abgegliederten Zellen. Es ist also zweifellos, dass

> die älteren Kerne und Zellen in höherem Maasse die Fähigkeit haben, differentes Material und Widerstände zu überwinden.

Die Postgeneration unter Verwendung des Dottermateriales ist [**48**] offenbar ein viel leichterer Vorgang; da er auf den frühesten Stufen einsetzen kann, vielleicht deshalb, weil er in der Dotterfurchung ein physiologisches Vorbild hat.

Die Postgeneration der Halbbildungen unter Verwendung von Material der operirten Eihälfte ist aber, wie ich schon gesagt habe, nicht principiell von der rein hemioopla-

stischen Postgeneration verschieden. Dies geht auch daraus hervor, dass vollkommene Postgeneration unter blos theilweiser Verwendung von Dotter der anderen Hälfte vorkommt. Ich besitze *alle Uebergangsstufen von der Postgeneration unter „vollkommener“ Verwendung des Dotters der anderen Hälfte, durch die Stufe „halber“ Verwendung desselben bis zu keiner Verwendung dieses Materiales.* Die auf diese verschiedenen Weisen gebildeten Embryonen unterscheiden sich wesentlich nur der Grösse nach; abgesehen von einer Abplattung nach der Seite der operirten Eizelle, welche Abplattung um so stärker ist, je mehr Dotter nicht verwendet ist, da beide Theile gemeinsam in dem durch die Gallerthülle begrenzten runden Raum eingeschlossen sind.

Das Bemerkbarwerden des Defectzustandes innerhalb des Hemiembryos denke ich mir weniger bedingt durch das Fehlen des Gegendruckes an der Unterbrechungsfläche, denn dieser ist ja bei dicht anliegender todter Eihälfte wie auch bei der Regeneration verlorener Theile nach der Ueberhäutung des Defectes wieder vorhanden; sondern es fehlt entweder den Zellen eine auf die Dauer für die Stabilität der Verhältnisse nöthige normale qualitative Wechselwirkung auf einer Seite bei offenem Defect noch ganz oder, nach Abschluss des Defectes aber bei noch nicht vollkommen normaler Nachbarschaft, theilweise; oder wenn derartige Wechselwirkungen zur normalen Erhaltung nicht nöthig sein sollten, so finden vielleicht von der abnormen Nachbarschaft aus abnorme Einwirkungen statt, welche die post- resp. regenerativen Vorgänge in den normalen Zellen auslösen und so lange unterhalten, bis jede Zelle wieder vollkommen die normale Nachbarschaft hat.

Die Bethätigung der auf solche Weise „ausgelösten“ Postgenerationsthätigkeit kann mechanisch durch eine den „Differenzirungsflächen“, also den „Seitenflächen“ der Epithelien anliegende Masse gehemmt werden. Ist die anliegende Masse geeignet zum Kernübertritt bei der Theilung der Zellen, so erfolgt der Uebertritt, auch wenn die Masse nicht (oder noch nicht) zur Cellulation sich eignet.

Bei der *„hemiooplastischen Postgeneration“* werden ebenso wie bei der „Regeneration“ in erheblicher Ausdehnung vom Defectrand ausgehend, bisher am Aufbau bestimmter Organe oder Keimblatttheile betheiligte Zellen eine andere Verwendung erhalten; und die so in ihrem Zellbestand geschmälerten Gebilde werden durch Aufnahme distal vom Defect liegender Zellen wenigstens [**49**] theilweise sich wieder completiren u. s. w.

Dieselben Zellen dienen also bei der Postgeneration und nicht durch Sprossung bewirkten *Regeneration nacheinander zum Aufbau verschiedener Organe oder Organtheile.*

Es ist die Frage, ob das principiell neue, der normalen Entwickelung fremde Vorgänge sind. Es scheint zur Zeit nicht unbedingt nöthig, dies anzunehmen. Schon von C. Vogt, C. Kupffer, Stricker, His, Goette, Rauber u. a. sind Formenänderungen des Keimes auf active Zellumlagerungen zurückgeführt worden; und es liegt nahe, zu vermuthen und verdient eingehende Prüfung, ob nicht bei dem normalen Massenwachsthum centraler Theile des Embryos, besonders meroblastischer und inäqual sich theilender holoblastischer Eier (vor dem Beginn der Blutcirculation) ursprünglich periphere Zellen des Keimes nacheinander zum Aufbau immer mehr centraler Theile verwendet werden, wobei dieselben Zellen nacheinander zum Aufbau verschiedener Theile dienen, gleichwie bei der Post- und Regeneration [s. S. 511].

Daraus würde sich zugleich ergeben, dass formal oder qualitativ specifisch *differenzirte Theile sich nicht blos durch directe Nachkommen dieser differenzirten Zellen zu vergrössern* brauchen, sondern dass dies auch unter Aufnahme von mehr oder weniger differenzirten Zellen anderer Abkunft geschehen kann. Bezüglich der *Differenzirung des „wandernden“* [besonders aber des in nicht vorher genau normirter Weise wandernden] *Materiales* der normalen Entwickelung wird es dann wenig wahrscheinlich, dass dieselbe „Selbstdifferenzirung“ sei; sondern man wird eher annehmen, dass, wie es für die Post- und Regenerationsvorgänge

wegen ihrer zeitlichen und örtlichen Atypie nöthig ist, hier *abhängige Differenzirung* vorliege.

Wenn sich solche Vorgänge bei der normalen Entwickelung bestätigen, würden die Vorgänge der Post- und Regeneration wenigstens nach dieser Seite hin, nicht principiell von den normalen Bildungsvorgängen abweichen[1]).

Es soll übrigens nicht behauptet werden, dass die Postgenerationsvorgänge vollkommen ebenso exacte Resultate lieferten als die normale Entwickelung, dass postgenerirte Froschembryonen ganz ebenso lebensfähig wären als vollkommen durch directe Entwickelung hervorgebrachte Individuen. Die vorstehenden Mittheilungen über die Postgeneration beziehen sich blos auf die grobe Formung der Organe. Bezüglich des Feineren habe ich schon auf kleine Störungen, auf das *häufig* von mir beobachtete *Vorkommen in der Differenzirung zurückgebliebener Zellen*, welche vielleicht später unter geeigneten Umständen [**50**] zu *Geschwulstkeimen* werden können, hingewiesen (S. 495.)

Wir kommen nun zu den Mittheilungen O. Hertwig's (4).

Dieser Autor erörtert in seiner vor einem Monat erschienenen Arbeit über „Urmund und Spina bifida“ (s. oben S. 526 Anm.) zunächst, im Anschluss an eine Beschreibung der zuerst von mir charakterisirten, und als Asyntaxia medullaris bezeichneten Froschmissbildung, die Gastrulation der Amphibien in einem, meinen bezüglichen Mittheilungen sich anschliessenden Sinne und knüpft daran interessante Verallgemeinerungen.

In einem späteren Abschnitt behandelt er theoretisirend ausführlich die Entstehung der Doppelbildungen.

Während es mir sehr erfreulich ist, bezüglich der ersten Frage mich mit O. Hertwig in Uebereinstimmung zu sehen, muss ich in Bezug auf dieses letztere Thema grossentheils abweichende Anschauungen vertreten und bin zugleich genöthigt, mehrfach mir irrthümlicherweise unterstellte Ansichten zurückzuweisen. Ich gehe hier nur soweit

[1]) Vergl. auch D. Barfurth's interessante Abhandlung „Zur Reorganisation der Gewebe“. Arch. f. microsc. Anat. Bd. 37, S. 406—491, 1891.

auf die Besprechung dieser Erörterungen HERTWIG's ein, als sie in den engeren Kreis unseres Themas gehören.

O. HERTWIG sieht in dem Ergebnisse DRIESCH's, dass aus einem halben Seeigelei stets schliesslich ein ganzer Pluteus hervorging, eine Bestätigung seiner „Vererbungstheorie", nach welcher „jedes Theilstück der Eizelle durch den Kerntheilungsprocess nach Quantität und Qualität gleichviel Erbmasse in ihrem Kern erhält" (loc. cit. S. 476). Er verallgemeinert sogleich das Ergebniss DRIESCH's vom Echinodermenei bis zum Froschei und meint: „wenn es möglich wäre, bei einem in zwei Halbkugeln getheilten Froschei die eine derselben ohne jede Beschädigung der anderen vollständig zu entfernen, so müsste sich aus der Theilhälfte eine vollständige normale, nur etwas kleinere Froschlarve züchten lassen. Die Theilhälfte würde sich, nachdem sie sich weiter gefurcht hätte, zu einer normalen Keimblase, einer normalen Gastrula etc., „in derselben Weise" wie das ganze Ei umbilden und würde nur an Grösse reduzirt sein".

In diesem Satze drückt wohl das Wort „müsste" ein zu grosses Vertrauen in die derzeitige Sicherheit bezüglicher Ableitungen aus. Das Specielle angehend, so haben wir (S. 796) gesehen, dass die Bildung eines ganzen Embryos aus einem halben Froschei nicht „in derselben Weise" vor sich ging, wie bei der Bildung aus einem ganzen Ei; denn es wurde keine normale Blastula und Gastrula, sondern eine Semiblastula und Semigastrula und ein Hemiembryo gebildet. [**51**] HERTWIG's Annahme trifft auch nicht einmal für das Echinidenei zu, da auch bei diesem zunächst eine typische Halbbildung, eine Semimorula entstand.

O. HERTWIG fährt fort: „Wenn es ferner möglich wäre, zwischen die beiden Furchungszellen eines Froscheies in ihrer Berührungsebene einen Isolator dazwischen zu schieben, der jede Beziehung zwischen ihnen aufhebt, so müsste sich aus jeder Hälfte einzig und allein in Folge ihrer Isolirung ein ganzer normaler Embryo bilden. Aus dem Ei würden Zwillinge hervorgehen".

Auch diesem Satze vermögen wir aus den gleichen Gründen nicht einfach zuzustimmen; denn zunächst entstünden unter diesen

Umständen, wie wir aus unseren Befunden wohl ableiten dürfen, zwei Hemiembryonen; und wenn die Ränder der Keimblätter an dieser Isolirungsplatte hafteten, dann würde, so viel wir bis jetzt sehen, eine Postgeneration dieser Hälften zu Ganzbildungen vielleicht gar nicht eintreten.

Da O. Hertwig über die von mir beschriebene Postgeneration nach Uebertritt von Kernen aus der unversehrten Eihälfte nicht informirt ist, glaubt er, den angeblichen Gegensatz zwischen meinen Ergebnissen einerseits und denen Driesch's und seiner Auffassung andererseits beseitigen zu müssen und greift zu einem zwar einfachen, aber doch nicht ganz gewaltlosen Mittel.

Zunächst übergeht er die Thatsache mit Stillschweigen, dass Driesch (und auch Fiedler) aus dem halben Echinidenei zunächst eine typische Halbbildung, eine Semimorula resp. auch Semiblastula erhalten haben. Ich glaube nicht, dass diese Halbbildungen etwa nichts zu bedeuten haben; denn es deutet doch auf ganz typische Zellordnungsmechanismen hin, wenn aus einer Zelle, die halbkugelig ist, ja sogar durch Abrundung auf der Seite der fehlenden Gegenzelle sich der Form einer ganzen Kugel nähert, unter vielfacher Theilung dieser Zelle nicht ein Zellhaufen von der Gestalt der früheren einzigen Zelle, sondern eine hohle halbe Kugelschale gebildet wird, welche nach Fiedler aus den typischen Zellhalbkreisen mit typisch verschieden grossen Zellen besteht. Bei den Thieren, wo die Semimorula sich zu einer Semigastrula und einem Hemiembryo entwickelte, bekundete sich dann auch das typisch verschiedene entwickelungsmechanische Vermögen der verschiedenen Stellen dieser Halbbildung (s. Nr. 28, S. 616).

Bezüglich meiner Halbbildungen aber nimmt Hertwig, wie schon oben erwähnt, an, ich hätte „gar keine Halbblastula, Halbgastrula oder einen Halbembryo erhalten, sondern eine ganze Blastula, eine ganze Gastrula, einen ganzen Embryo, die allerdings [**52**] in Folge der ihnen zugefügten Schädigung aus einem normal und einem anormal entwickelten Theile bestanden".

Sie, meine Herren, haben sich an den demonstrirten Objecten, wie ich glaube überzeugt, dass die operirte Hälfte nicht anormal

entwickelt ist, dass sie keine durcheinander gekommenen oder missgeformten Organanlagen, auch keine, sei es auch ungeordneten Keimblätteranlagen enthält, dass sie überhaupt nicht in Zellen zerlegt, ja nicht einmal mit normalen Kernen versehen ist, dass sie also einfach unentwickelt, ja vielfach blasig zersetzt ist.

Hertwig sieht nach seiner Auffassung „durch meine Anstechversuche nur das eine bewiesen, dass bei einem ungestörten Verlauf der Entwickelung das Zellmaterial der einen Körperseite hauptsächlich von einer der beiden ersten Furchungszellen abstammt", eine Thatsache, die wir oben schon in präciserer Weise daraus abgeleitet haben, dass normaler Weise die Trennungsebene der beiden ersten Furchungszellen zur Medianebene des Embryo wird, und dass die Anlage der Organe symmetrisch zu derselben erfolgt. Des Weiteren findet Hertwig „durch die Roux'schen Versuche nicht den Cardinalpunct bewiesen, dass sich aus der linken Furchungszelle nichts anderes als die linke Körperhälfte unter allen Umständen entwickeln müsse, weil sie nur für diese die differenzirenden und gestaltenden Kräfte enthielte", eine Auffassung, die von mir auch nicht geäussert worden ist [siehe im Gegentheil S. 450, 508 u. 796].

„Nach Roux würden, wenn wir uns die beiden ersten Furchungszellen des Froscheies in der Theilungsebene durch einen Isolator getrennt denken, aus der linken und rechten Furchungszelle, da jede nur die differenzirenden und gestaltenden Kräfte für die linke und rechte Körperhälfte des Embryo enthält und differenzirende Wechselwirkungen überhaupt in Abrede gestellt werden, zuerst eine linke und rechte Blastulahälfte, Gastrulahälfte und schliesslich zwei vollständige Körperhälften entstehen".

In diesem letzten Citat sind die von mir durch gesperrten Druck der Wörter hervorgehobenen Gedanken irrthümlich mir untergeschoben. Insbesondere bin ich verwundert zu lesen, dass von mir „differenzirende Wechselwirkungen überhaupt in Abrede gestellt werden", nachdem ich eine Schrift über differenzirende Wechselwirkungen im Organismus (s. Bd. I Nr. 4) und mehrere Abhandlungen über functionelle Anpassungen (Nr. 7—9), die ja auf differenzirenden Correlationen beruhen, verfasst habe, nachdem ich fernerhin in meinem ersten Beitrag

zur Entwickelungsmechanik (s. Nr. 18) die zur Zeit bekannten differenzirenden Correlationen auf's Neue zusammengestellt und in meiner Arbeit über die halben Embryonen (Nr. 22), wie oben citirt, wiederholt auf solche Wirkungen hingewiesen, z. B. S. 508—510, und unter Anderem gesagt [**53**] habe (S. 455): „Wie weit nun diese Mosaikbildung (der Gastrula) aus mindestens vier Stücken bei der weiteren Entwickelung durch einseitig gerichtete Materialumlagerungen und durch differenzirende Correlationen umgearbeitet und in der Selbstständigkeit ihrer Theile beschränkt wird, ist erst noch zu ermitteln" (s. auch S. 317).

Des Weiteren habe ich die Aufmerksamkeit „auf die specifisch organischen, zur Zeit unerklärbar erscheinenden Verhältnisse" gelenkt. Dies gilt besonders „bezüglich derjenigen Wirkungen, auf denen die Herstellung und Erhaltung des „Ganzen", in seinem der Species entsprechenden Typus beruht. Die Nichtberücksichtigung dieser Vorgänge würde von vornherein zu einer unvollständigen Vorstellung vom Wesen des Organischen Veranlassung geben, die auch bei der Auffassung anderer, einfacherer Vorgänge leicht irrthümliche, zu grobmechanische Vorstellungen nach sich ziehen könnte. Es scheint mir, dass in Bezug auf diese die typische Einheit des Ganzen vermittelnden Wirkungen die Lehre vom Aufbaue des Organismus aus selbstlebenden Theilen uns zu einer Unterschätzung derselben geführt hat" etc. [Nr. 14, S. 39—41][1]).

Hertwig citirt darauf einige meiner Thesen, um ihnen Antithesen entgegenzustellen.

Dem Satze: „Die Entwickelung der Froschgastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryos ist von der zweiten Furchung an eine Mosaikarbeit und zwar aus mindestens vier verticalen, sich selbstständig entwickelnden Stücken," stellt er die allgemeine Antithese entgegen: „die Entwickelung des „Organismus"

[1]) Genaueres siehe Nr. 28, wo die bei Defect und anderen Störungen eintretenden, die Einheit des Ganzen herstellenden Correlationen ausführlicher erörtert sind und Nr. 33.

Siehe auch den interessanten Vortrag von C. O. Whitman (The Inadequancy of the Cell-Theory of development. Journ. of Morph. 1894, VIII), welcher eine noch weitergehende Gemeinsamkeit unter den Zellen auch unter normalen Verhältnissen vertritt.]

ist keine Mosaikarbeit", obgleich sich meine These im Anschlusse an die zur Zeit vorliegenden Thatsachen blos auf die Bildung der „Gastrula" aus vier selbstständig gastrulirenden Stücken und die nächste Weiterbildung dieser Stücke bezieht (siehe auch S. 782).

Ferner opponirt H. gegen die folgenden meiner Sätze: „Die normalen Entwickelungsvorgänge sind nicht als eine Folge der Zusammenwirkung aller Theile oder auch nur aller Kerntheile des Eies zu betrachten, sondern an die Stelle solcher differenzirenden Wechselwirkungen aufeinander tritt die Selbstdifferenzirung der ersten Furchungszellen und des Komplexes ihrer Derivate zu einem bestimmten Stück des Embryo. Jede der beiden ersten Furchungskugeln enthält also nicht nur das Bildungsmaterial zu dem entsprechenden Stück des Embryo, sondern auch die differenzirenden und gestaltenden Kräfte." „Die Furchung scheidet den die **directe** [s. **typische**] **Entwickelung** des Individiuums vollziehenden Theil des Keimmateriales, insbesondere des Kernmateriales qualitativ und bestimmt mit der dabei stattfindenden Anordnung dieser [**54**] verschiedenen gesonderten Materialien zugleich die Lage der späteren differenzirten Organe des Embryo."

Diesen Sätzen stellt Hertwig die Antithese entgegen: „die Theile des Organismus entwickeln sich in Beziehung zu einander oder die Entwickelung eines Theiles ist abhängig von der Entwickelung des Ganzen" (S. 480). Wir haben bereits gesehen und werden unten des Weiteren sehen, dass, soweit diese angeblich gegen mich gerichtete Antithese Richtiges enthält, die betreffenden Gedanken von mir schon wiederholt ausgesprochen worden sind (z. B. in Nr. 14).

Hertwig äussert sich weiterhin S. 481:

„Nach meiner Auffassung enthält daher jede der beiden ersten Furchungszellen nicht nur die differenzirenden und gestaltenden Kräfte für eine Körperhälfte, sondern für den ganzen Organismus, und nur dadurch entwickelt sich normalerweise die linke Furchungszelle zur linken Körperhälfte, dass sie zu einer rechten Furchungszelle in Beziehung gesetzt ist."

Der durch gesperrten Druck markirten Hälfte dieses Satzes werden wir nach den oben mitgetheilten gegentheiligen Beobachtungen gleichfalls nicht zustimmen können.

Schliesslich führt O. Hertwig S. 465 in apodictischer Form neben einem thatsächlichen Grund zwei nicht bewiesene Vermuthungen gegen die von mir ausgesprochene, eventuelle neue „Möglichkeit“ der Entstehung doppeltsymmetrischer Doppelbildungen aus Embryonen mit Asyntaxia medullaris durch Vermittelung der Postgeneration an. Ich nehme nicht Veranlassung, diese Aussprüche hier zu behandeln, sondern halte es für erspriesslicher, die Entscheidung den Ergebnissen der bezüglichen Versuche zu überlassen (s. S. 518 Anm.).

Unsere Thatsachenkenntniss erhält schliesslich noch eine wesentliche Erweiterung durch die bisher mitgetheilten entsprechenden Befunde bei einem weiteren Thierstamm, nämlich bei Cölenteraten, speciell bei Ctenophoren.

Herr Prof. Chun in Breslau schrieb mir am 23. vorigen Monats, anlässlich des Urtheils O. Hertwig's über meine Halbbildungen, dass er mit den meinigen übereinstimmende Beobachtungen schon vor vielen Jahren an Ctenophoren gemacht habe, die er mir zugleich mittheilt und zu eventueller Veröffentlichung freundlichst zur Verfügung stellt.

Chun hat danach schon im Sommer 1877 versucht (und es in seiner Fauna und Flora des Golfes von Neapel I, S. 102 angedeutet), durch Schütteln der zweigetheilten Eier die beiden ersten Furchungszellen zu isoliren und ihr Schicksal zu verfolgen; er ist aber durch andere [**55**] Arbeiten abgehalten worden, diese Beobachtungen zu publiciren, was hiermit geschieht. Er schreibt:

„Trennt man durch Schütteln zweigetheilter Eier den lockeren Verband der Furchungszellen, so erhält man constant Halblarven, welche nur 4 Rippen, 4 Meridionalgefässe und nur einen Fangfaden aufweisen. Ich habe mehrmals innerhalb der Eihülle zwei Halblarven beobachtet, die, falls man die Eier in reichlichem und gut durchlüftetem Wasser züchtet, auch ausschlüpfen.“ „Bei der Durchmusterung des reichen Larvenmateriales, welches ich 1886 von einer gelappten Ctenophore — Bolina — züchtete, fiel es mir auf,

dass nach stürmischen Tagen eine unverhältnissmässig grosse Zahl von beträchtlich herangewachsenen Halblarven auftrat. Da durch Wellenschlag leicht das herbeigeführt wird, was man durch Schütteln erzielt, nämlich Trennung der locker zusammenhängenden ersten Furchungszellen, so darf ich wohl vermuthen, dass die frei gefischten Halblarven auf die angedeutete Weise entstehen. Von Interesse war es mir, dass solche Halblarven ebenso wie die unversehrten Larven geschlechtsreif wurden und Eier ablegten. Nach Rückbildung der Geschlechtsproducte schicken die Halblarven sich zur Metamorphose an; und nun erfolgt ein Vorgang, von dem ich zu meiner besonderen Genugthuung ersehe, dass Sie ihn bei Halblarven der Amphibien beobachteten. Die fehlende Hälfte wird postgenerirt. Von den in der Halblarve angelegten Gefässen aus knospen zunächst ganz klein, dann sich verlängernd die fehlenden Gefässe der postgenerirten Hälfte; über ihnen erscheinen, wiederum zunächst ganz minimal, die fehlenden 4 Rippen und zwischen ihnen der fehlende zweite Fangfaden. Ich besitze alle Stadien dieser Postgeneration bis zu jungen gelappten Ctenophoren, bei denen der Grössenunterschied der postgenerirten Hälfte ausgeglichen ist."

Weiterhin äussert sich Chun bezüglich des von Driesch beobachteten abweichenden Verhaltens der Echinodermeneier: „Es darf zunächst nicht übersehen werden, dass Experimente an Echinodermen- und Ascidieneiern schon deshalb eigenartig ausfallen müssen, weil es sich um dotterarme, äqual sich furchende Eier handelt, während die Eier der Amphibien eine inäquale Furchung aufweisen. Ich sehe überhaupt in diesen Vorgängen keinen principiellen Unterschied, wie ihn Hertwig (der die Thatsache der Postgeneration gar nicht kennt) statuirt. Thatsächlich klüften sich die getrennten Furchungszellen der Echinodermen anfänglich derart, als ob sie einen Halbembryo zu bilden hätten, — nur erfolgt die Postgeneration viel frühzeitiger, da ein Grössenunterschied der ersten Furchungszellen kaum **[56]** merklich hervortritt, während bei Amphibien und Ctenophoren offenbar die grossen, dotterreichen Entodermzellen der frühen Abrundung zu einer Gastrula einen Widerstand entgegensetzen. Ob diese Erklärung zutrifft, bleibt dahingestellt und müssen weitere Experimente entscheiden."

Wir haben also auch hier wiederum aus dem halben Ei unzweifelhafte Exemplare von Halbbildungen erhalten und mit ihnen eine weitere Widerlegung der Ansicht O. HERTWIG's, dass sich nur dadurch normaler Weise die linke Furchungszelle zur linken Körperhälfte entwickele, dass sie zu einer rechten Furchungszelle in Beziehung gesetzt sei.

Da ferner auch bei den dotterreichen, inäqual sich furchenden Ctenophoreneiern die rein hemiooplastische Postgeneration gleich wie bei dem dotterreichen Amphibienei viel später einsetzt als bei den dotterarmen, fast äqual sich furchenden Echinodermen- und Ascidieneiern, so erhält die oben von mir und soeben von CHUN ausgesprochene Ansicht, dass dieser Dotterreichthum vielleicht die Ursache der verspäteten erfolgreichen Postgenerationsbestrebungen ist, nunmehr eine erhebliche Wahrscheinlichkeit[1]).

Als Gesammtergebniss des vorstehenden Berichtes haben wir somit die Thatsache gewonnen, dass bei drei verschiedenen Thierstämmen bei Chordoniern, Echinodermen und Cölenteraten aus einer der beiden ersten Furchungszellen, wenn sie von der anderen getrennt ist oder wenn letztere getödtet worden ist, zunächst eine „**typische Halbbildung**", ein „**Hemiplast**" hervorgeht, und dass danach erst, bei den nahrungsdotterarmen Eiern (Echinus, Ascidia) auf früherer, bei den nahrungsdotterreichen Eiern (Rana, Ctenophoren) auf späterer Stufe eine „Postgeneration" der fehlenden Körper-

[[1]) Nach S. 795 und der Nr. 30, S. 148 und im „Nachwort" gegebenen Ableitung ist die hier ausgesprochene Auffassung dahin zu präcisiren, dass der Dotterreichthum erst nach mehreren Furchungen ein wirkliches „Hinderniss" für die Postgeneration abgiebt und zwar wohl mehr ein Hinderniss für die erfolgreiche Bethätigung (durch die Trägheit und schwere Bewegung der Dotterzellen), als für die Auslösung der Postgeneration. Dass bei den dotterreichen, oder ausserdem allgemein bei den den höheren Thieren zugehörigen Eiern die Auslösung der Postgeneration schon am Anfang der Entwickelung schwerer sei, als bei den anderen Eiern, muss nach S. 795 und der citirten Beobachtung O. SCHULTZE's (Nr. 30, S. 148) als zweifelhaft erscheinen; jedenfalls ist sie danach für unsere bezüglichen Ableitungen nicht erheblich erschwert und sie scheint wesentlich von der Leichtigkeit der Umordnung der Dottersubstanzen des zweigetheilten Eies abzuhängen, die aber ihrerseits, wenigstens bei Umkehrung der Eier, durch die ungleiche Schwere der Dottersubstanzen geradezu erleichtert wird.]

hälfte von der bisherigen Halbbildung ausgeht und zur Herstellung einer „Halbei-Ganzbildung“, eines „**Hemioo-holoplasten**“ führt.

An Stelle der angeblichen Widersprüche in den Ergebnissen der verschiedenen Experimentatoren ist also eine principielle Uebereinstimmung in den Befunden aller Untersucher getreten [1]).

Aber dafür haben wir nun einen Widerspruch in den Thatsachen eines jeden einzelnen dieser Experimentatoren erhalten: erst die Hervorbringung von typischen Halbbildungen, darauf Eintritt einer Postgeneration, die schliesslich zu kleinen Ganzbildungen führt. Erst Selbstdifferenzirung des aus einer oder jeder von beiden ersten [**57**] Furchungszellen hervorgegangenen Complexes von Zellen zu einer Halbbildung; darauf plötzlich, oft erst nach weit fortgeschrittener Halbbildungsentwickelung, die Bethätigung eines Vermögens dieser selben Zellen, das Ganze herzustellen.

Der Gegensatz dieser beiderlei Thatsachen ist kein neuer; es ist der alte Gegensatz zwischen der normalen, **directen** [oder **typischen**] Entwickelung, wie ich sie früher S. 450 u. 520 bezeichnet habe, und der **indirecten** [**atypischen**] Entwickelung: der Regeneration (sei es nach natürlichem Defect in Folge der Vermehrung durch Theilung oder Knospung oder nach künstlichem Defect) resp. der Postgeneration.

Das Frosch- und das Ctenophorenei geben uns Gelegenheit, die Leistungsfähigkeit der „typischen“ Entwickelung eine grosse Strecke weit für sich zu verfolgen und zu erkennen, in wie hohem Maasse auf natürliche Weise abgegrenzte Eitheile sich selbstständig, unabhängig von anderen Eitheilen zu entwickeln „vermögen“. Und das Verhalten dieser Eier deutete zugleich auf zwei Momente hin, welche die weitere Dauer dieser selbstständigen

[1]) Für die hier und in meinen früheren Schriften vertretene Auffassung von der Mosaikarbeit ist besonders D. Barfurth in seinen geistvollen kritischen Referaten über Regeneration in den „Ergebnissen der Anatomie und Entwickelungsgeschichte“ 1891—1893 eingetreten. Siehe auch F. Keibel, Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. Schwalbe's morph. Arb. Bd. III, 1893, S. 120.

Ueber neuere Befunde und deren Bedeutung s. Roux im Arch. f. Entwickelungsmechanik I, S. 596—617.]

Entwickelung der Theile begünstigen, indem sie, wie wir annahmen, die Bethätigung des Vermögens zur atypischen Entwickelung hemmten. Beim Frosch konnte so durch das Anhaften der todten, zersetzten Eihälfte die Postgenerationsfähigkeit der anderen Hälfte noch weit über die Zeit hinaus, auf welcher sonst die reine Halbei-Postgeneration (S. 796) beginnt, verhindert und damit die hemiplastische Entwickelung verlängert werden.

Bei den Echinodermen dagegen trat die Postgeneration schon so früh, schon auf der Blastulastufe ein, dass die hemiplastische Entwickelung zwar nicht von den Experimentatoren, von Driesch und Fiedler, aber von einem Theoretiker, O. Hertwig, übersehen worden ist und daher letzteren Autor zu einer irrthümlichen Auffassung von den Vorgängen veranlasste, indem er die Leistungen der Postgeneration für Leistungen der typischen Entwickelung nahm.

Die *Postgeneration konnte beim Frosch noch früher beginnen als bei den Echinodermen,* sofern ihr eine Erleichterung gewährt wurde, nämlich die Gelegenheit zum Uebertritt von Zellkernen aus der direct entwickelten Hälfte in organisationsfähigen Dotter. Wenn dasselbe auch ohne dies Moment geschehen wäre, so wäre es beim Froschei gar nicht möglich gewesen, die verschiedenen Leistungen beider Entwickelungsweisen, also auch nicht diese selber auseinanderzuhalten.

Ich habe früher schon (S. 41—44) auf die Gegensätzlichkeit dieser beiden Entwickelungsarten hingewiesen, und die anscheinend wunderbare Natur [**58**] der Re- und Postgeneration, wie schon viele frühere Autoren bezüglich der Regeneration, erörtert.

Die „typische Entwickelung" des Individuums aus dem Ei findet, abgesehen von dem Dotter, statt aus dem für die typische Entwickelung bestimmten Kernmateriale, indem: „die Furchung den die typische Entwickelung des Individuums vollziehenden Theil des Keimmateriales, insbesondere des Kernmateriales qualitativ scheidet und mit der dabei stattfindenden Anordnung dieser verschiedenen gesonderten Materialien daher zugleich die Lage der späteren differenzirten Organe des Embryo (einschliesslich nachträglicher typi-

scher Materialumlagerungen) bestimmt" (S. 450). Für sie gilt His' Princip der organbildenden Keimbezirke, für sie wurde nachgewiesen, dass die Gastrulation eine Mosaikarbeit aus vier verticalen Stücken ist. Für sie habe ich gezeigt, dass sie Selbstdifferenzirung des ganzen, von einer der ersten Furchungskugeln abstammenden „Zellcomplexes" (nicht aber dieser einzelnen Zellen) ist; es wurde aber zugleich auch auf eventuelle „typische correlative Differenzirungen" innerhalb jedes dieser Complexe hingewiesen (s. S. 455 u. Nr. 27, S. 303).

Bezüglich der „atypischen Entwickelung" der Re- und Postgeneration fügte ich unmittelbar nach dem letzten Citat über die Materialscheidung bei der Furchung bei: „Ueber die Vertheilung desjenigen Idioplasmas dagegen, welches erst bei Regeneration und der Postgeneration in Thätigkeit tritt und vielleicht in jeder Zelle bezw. in jedem Kern sich mehr oder weniger vollkommen vorfindet, ist damit, wie ich ausdrücklich bemerke, nichts präjudizirt".

Ist die „typische Entwickelung", wie wir annehmen, Bildung von typisch Geordnetem aus typisch Geordnetem unter vollkommen typischem Verlaufe und zwar Entwickelung eines typischen formal Complizirtem aus einem typischen formal Einfacheren, so ist sie also etwas in ihrem Principe durchaus Verständliches, sofern wirklich der Verlauf in allen seinen Theilen, nicht blos in den Hauptzügen typisch bestimmt sich vollzieht und sofern die eventuellen „atypischen" Einzelvorgänge doch durch „typische" Regulationsmechanismen vermittelt werden.

Dagegen stellen die Post- und Regeneration Entwickelungsmodi dar, welchen bei dem gegenwärtigen Stande unserer Erkenntniss, richtiger unserer Unkenntniss, etwas Metaphysisches anhaftet (s. S. 42, Nr. 27 S. 302, Nr. 28 S. 659). Die Umordnung der Zellen bei der Postgeneration der Semimorula des Echinideneis, des Hemiembryos der Frösche und der Ctenophoren sind im Wesen gleich, ja eher noch weniger räthselhafte Vorgänge wie die Umordnung der Zellen eines aus der ganzen Dicke der Leibeswandung gebildeten [**59**] beliebig ausgeschnittenen Stückes der Hydra nach Trembley und Nussbaum zu einem neuen kleinen Polypen. Bei

diesem Polypen ordnen sich die Zellen eines atypisch grossen und daher atypisch begrenzten Stückes eines Organismus zu dem typischen ganzen Organismus, sei es ausschliesslich durch Umordnung der Zellen des Stückes, sei es unter gleichzeitiger Vermehrung dieser Zellen. Bei unseren Halbbildungen geschieht dasselbe aber von einem in gewissem Sinne typischen, nämlich aus einer der beiden ersten Furchungskugeln abstammenden Theile des Ganzen aus. Immer aber geschieht es unter anderer als der normalen, typischen Verwendung vieler Zellen, also unter Aufbau neuer Theile aus bisher anders verwendeten Bausteinen, *in denen dabei jedoch wohl andere idioplastische Bestandtheile in Thätigkeit treten.*

Und es ist zur Zeit fast gleich räthselhaft, ob diese in neuer Weise verwendeten alten Bausteine diesen Aufbau aus eigener Initiative vollziehen, indem jeder Baustein zugleich auch innerhalb gewisser Sphäre Bauleiter im Sinne des Ganzen ist, oder ob eine solche Leitung nur von denjenigen Steinen ausginge, welche etwa noch in ihrer früheren Stellung und Function verbleiben.

Die „typische Entwickelung" ist demnach Bildung von Geordnetem aus einem in sich Geordneten aber atypisch Begrenzten, und zwar Bildung eines typischen Ganzen aus einem atypisch begrenzten (also auch atypisch gelegenen) Theile eines solchen, und zwar sowohl aus dem Theile eines bereits an der Endstufe formaler Complication angekommenen oder eines erst auf dem Wege dazu begriffenen Gebildes. Aus der atypischen Begrenzung des sich zum typischen Ganzen umbildenden Theiles folgt, dass diese Umbildung sich im Speciellen auf einem jedem Einzelfalle angepassten Wege vollziehen muss. Diese Anpassung ist es, die, sofern sie eine directe ist, den Anschein des Wunderbaren, Methaphysischen hat (s. Nr. 27, S. 304).

„Diese *regulatorischen Thatsachen bei atypischen Vorgängen* weisen bei gehöriger Würdigung auf ein inniges Zusammenwirken der Theile zum Ganzen und auf eine grosse Abhängigkeit der Theile vom Ganzen hin" (S. 41), trotz der ausgedehnten Selbstdifferenzirung bei der directen Entwickelung.

Das vorliegende Problem wird dadurch seltsam beleuchtet, dass

diese wunderbare Leistung nicht die letzte, höchste Blüthe des organischen Gestaltungsvermögens darstellt, sondern dass umgekehrt dieses Vermögen auf niederer Stufe in viel höherem Grade vorhanden ist als bei den höheren Organismen, wie sie auch bei höherem Alter des ein- [**60**] zelnen Individuums abnimmt, so dass im Gegentheil in diesen Perioden das Leben sich immer fester typisch-mechanisch gestaltet.

Die *Entwickelung der höheren Organismen ist also mit einer bestimmteren Mechanisirung* der Vorgänge, mit einer Einengung des Lebens in typischere Bahnen *verbunden.*

Zwar bethätigt sich auch in uns noch fortwährend fast an allen Stellen das Vermögen der Regeneration unter Ausmerzung des schadhaft Gewordenen und unter seiner Ersetzung durch Neues. Aber wie beschränkt zeigt sich dies Vermögen nach grösseren Defecten! Wie ist die Regeneration der Nerven, Knochen, Muskeln, der Haut an eng bestimmte Mechanismen gebunden! Wie unvollkommen regenerirt sich hier schon das einzelne Organ; und in wie viel beschränkterem Maasse werden erst grössere, aus mehreren Organen zusammengesetzte Stücke nacherzeugt!

Aber eben die Beschränkung der Leistungsfähigkeit dieses anscheinend wunderbaren Vermögens auf bestimmte Mechanismen und auf einen bestimmten unvollkommenen Grad der Leistung bei den höheren Organismen weist darauf hin, dass hier doch nichts Metaphysisches vorliegt.

Und eben diese Beschränkung und Zerlegung der bezüglichen Vorgänge bei den höchsten Organismen zeigt uns wieder, wie auch andere Thatsachen, dass wir *bei den höchsten Organismen* in mancher Hinsicht leichter zu übersehende, weil mehr analysirte, *am einzelnen Orte einfachere Verhältnisse vorfinden*, als bei den niederen Organismen, wo noch alle Functionen in einem Elemente beisammen sind, zeigt uns, dass wir menschlichen Anatomen also auch vom Standpuncte der „analytischen“ Forschung aus berechtigt sind, das Studium mit dem Menschen und den Säugethieren anzufangen, freilich unter steter Berücksichtigung der Ergebnisse auf allen übrigen Gebieten biologischer Forschung (s. S. 36).

Haben wir die Ansicht gewonnen, „dass uns die Thatsachen der Regeneration und Postgeneration auf eine grössere Einheitlichkeit unter den Theilen des Organismus hinweisen, als wir trotz der Annahme, dass jede bezügliche Zelle noch einen Theil des „Keimplasmas" enthalte, gegenwärtig zu verstehen im Stande sind", so erhält die Entwickelungsmechanik neben ihrer Aufgabe, die Ursachen der Vorgänge der directen Entwickelung zu erforschen, in dem Suchen nach der ursächlichen Vermittelung der die typische Einheit des Ganzen auch in mannigfachen neuen Verhältnissen herstellenden, erhaltenden und wiederherstellenden Post- und Regenerationsvorgänge eine weitere grosse Aufgabe.

[**61**] Literaturverzeichniss.

1. L. Chabry, Contribution à l'embryologie normale et pathologique des ascidiens simples. Paris 1887.
2. Hans Driesch, Entwickelungsmechanische Studien. I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermentwickelung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 53, 1891, S. 160—184. 1 Tafel.
3. Carl Fiedler, Entwickelungsmechanische Studien an Echinodermeneiern. In der Festschrift d. Univ. Zürich f. Hn. v. Naegeli und Hn. v. Koelliker. Zürich 1891.
4. Oscar Hertwig, Urmund und Spina bifida. Eine vergleichend morphologische, teratologische Studie an missgebildeten Froscheiern. Arch. f. microsc. Anat., Bd. 39, 1892.
5. Wilhelm His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.
6. E. Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryo. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 32, 1883.
7. Eduard van Beneden et Charles Julin, La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, T. VII, série 3, Nr. 5, 1884.
8. Emil Selenka, Studien über die Entwickelungsgeschichte der Thiere. II. Heft: Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883.
9. Alexander Goette, Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Thiere. II. Heft. Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Würmer. Vergleichender Theil. 1884.
10. Eduard van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. Arch. de biolog., T. IV, 1884. (Auch separat erschienen, Leipzig, Engelmann.)

11. Gustav Born, Biologische Untersuchungen. I. Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. micr. Anat. Bd. 24, 1885.

12. Derselbe, Ueber die Furchung des Eies bei Doppelbildungen. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1887, Nr. 15.

13. Wilh. His, Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo (Salmen). Arch. f. Anat. u. Entwgesch. II, 1878.

14. Hans Virchow, Das Dotterorgan der Wirbelthiere. I. Theil. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. LIII, Supplem.

15. Wilh. Roux, Zur Frage der Axenbestimmung des Embryo im Froschei. Biolog. Centralbl. Bd. VIII, S. 399—413, 1888. Siehe auch Hermann & Schwalbe, Jahresber. d. Anat. u. Physiol., anatom. Abth. 1889, S. 610 u. 611.

16. George Newport, Researches on the Impregnation of the Amphibia, and on the Early Stages of Development of the Embryo. Philos. Transact. 1854.

Nr. 27.

Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo.

VII. Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwickelungshypothesen.

1893.

Anatomische Hefte. Herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet. Februarheft 1893.

Aus dem k. k. anatomischen Institut zu Innsbruck.

Inhalt.

Seite

Differenzirende Correlationen 820
Mosaikarbeit, Definition . 821
 Definition der Selbstdifferenzirung 821
 Selbstdifferenzirung der ersten Furchungszellen 826
 Hemitheria anterior Roux 828
 Mangel an Postgeneration bei Säugern 829
 Leistung der durch die Befruchtung activirten Energien . . 830
 Activirung des Post- und Regenerationsmateriales . . 833
 Post- und Regeneration durch Umordnung und Umdifferenzirung . 836
 Regeneration durch Proliferation 837
 Mechanische Formulirung des Re- und Postgenerationsproblems 842
Charakterisirung der *„directen“* s. *typischen* und *atypischen* s. *regenerativen* Entwickelung:
 Stellung der Knospung 843
Beurtheilung der Auffassungen O. Hertwig's über Mosaikarbeit und Corerelationen . 847
Isotropie des Eies , ... 848

Seite
„*Actuelle Eiaxe*" . 849
Wahre Bedeutung des „Principes der organbildenden Keimbezirke . 850
Unvollkommenheit der Isotropie des Eies 851
Beziehungen zwischen den ersten Furchungen und den Hauptrichtungen des Embryo . 852
Anachronismen der ersten Furchungen 855
Halbbildungen . 856
Beweise gegen die Entwickelung des Organismus durch die Wechselwirkung „aller" Theile des Ganzen untereinander 856
Beweise der Selbstdifferenzirung: Doppelbildungen 859
Nothwendigkeit „sondernder" Kräfte bei der Microsomentheilung . 862
Einschränkung der Epigenesis durch indirecte Kerntheilung 863
Einstellende Wirkung der Gestalt der Zelle auf die Kernspindel . . . 866
Richtige qualitative Sonderung des Idioplasson 867
Nothwendigkeit der Annahme activen und inactiven Idioplassons 868
Herstellung der „Continuität typischer Ungleichheiten":
actueller: durch die Entwickelung 869
inactiver: durch das Keimplasson 869

[**279**] Bevor noch das von mir auf der Anatomenversammlung zu Wien erstattete Referat „über das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies" im Druck vorlag, sind bereits mehrere weitere bezügliche Publicationen erschienen: ein erfreuliches Zeugniss von dem wachsenden Interesse an dem Gegenstand.

Es sind experimentelle Untersuchungen von H. Driesch (1) und Edmund B. Wilson (2) sowie zwei theoretische Abhandlungen O. Hertwig's (3 und 4).

Aus diesen Publicationen geht hervor, dass eine Auffassung an Boden gewinnt, der ich nicht zustimmen kann.

Ich nehme daher Veranlassung, diese neueren Arbeiten nachstehend zu besprechen, um die ihnen meiner Meinung nach zukommende Bedeutung darzulegen.

Zugleich möchte ich einige Puncte meiner früheren bezüglichen Erörterungen, die irrthümlich interpretirt worden sind, ausführlicher darstellen und die neuerdings von einem der genannten Autoren

gemachte Unterstellung, dass von mir ein Antheil gestaltender Wechselwirkungen an der Ontogenese in Abrede gestellt worden sei, ergänzend noch weiterhin widerlegen, als es schon in dem erwähnten Referate gegen die gleiche Unterstellung O. Hertwig's geschehen ist.

Zu letzterem Zwecke citire ich zunächst die Thesen meiner Habilitation als Privatdocent; dieselben lauteten:

[**280**] 1. „Die Leber hat und braucht keine selbstständige äussere Gestalt."

2. „Die acinöse Gliederung der Leber ist in ihrer Anordnung und Gestaltung durch die Blutgefässe bedingt."

3. Die Leber der Säugethiere durchläuft in ihrer embryonalen Entwickelung ein Stadium, in welchem sie in allen wesentlichen (gestaltlichen) Eigenschaften der des Ammocötes gleicht.

4. Die Venen verlaufen im Allgemeinen an den Stellen geringsten Druckes.

5. Die Gestalt und Richtung des Lumens der Blutgefässe an den Verästelungsstellen wird durch die Wirkung der hämodynamischen Kräfte bestimmt.

Von diesen fünf Thesen haben also vier „gestaltende Wirkungen von Theilen des Organismus auf einander" zum Gegenstand.

Meine Antrittsvorlesung handelte:

„Ueber die gestaltenden Correlationen im thierischen Organismus."

Der Inhalt derselben wurde grösstentheils in das 4. Capitel meiner Schrift: „Der Kampf der Theile im Organismus" aufgenommen, welche die gestaltenden und qualitativ differenzirenden Correlationen ausführlicher erörtert.

Auch in der Einleitung zu meinen Beiträgen zur Entwickelungsmechanik (Nr. 13) habe ich die gestaltenden Correlationen nochmals kurz behandelt und im ersten Beitrag (s. S. 211—255) eine annähernde Uebersicht der zur Zeit bekannten Correlationen gegeben. Ausser-

dem habe ich mehrere Specialuntersuchungen über solche publicirt (Nr. 7—9, siehe auch Nr. 20 und 21, sowie das Sachregister).

Meine biologischen Untersuchungen gingen also von gestaltenden Correlationen, welche die Theile des Organismus auf einander ausüben, aus; und ich habe keine Veranlassung gehabt, die in diesen Schriften vertretenen Auffassungen zu verwerfen.

[**281**] Diese früheren Untersuchungen und Erörterungen behandeln nur spätere Stadien der individuellen Entwickelung.

Eine andere Reihe von Untersuchungen, welche sich auf frühere, ja auf die frühesten Vorgänge der individuellen Entwickelung beziehen, liess Wirkungen eines entgegengesetzten Entwickelungsprincipes, das ich als das der „Selbstdifferenzirung" bezeichnete, in den Vordergrund treten.

Unter „*Selbstdifferenzirung*" in der Entwickelung eines „Organismus" resp. eines „Theiles" desselben verstehe ich, dass eine Veränderung oder eine ganze Folge von Veränderungen dieses Organismus, resp. dieses Theiles desselben, sich durch gestaltende oder qualitativ differenzirende Energien vollzieht, welche in dem „veränderten Ganzen", resp. in dem „veränderten Theile" selber gelegen sind.

Entsteht ein Ganzes aus mehreren oder vielen sich selbstständig differenzirenden Theilen, so wird es, ähnlich einer Mosaik, aus einzelnen für sich gebildeten Theilen zusammengesetzt; diese Art der Bildung habe ich als „*Mosaikarbeit*" bezeichnet.

Die Selbstdifferenzirung steht also der *abhängigen* oder correlativen *Differenzirung* gegenüber; letztere findet statt, wenn, resp. soweit bei der Gestaltung oder qualitativen Veränderung eines Gebildes, also eines umgrenzten Theiles oder Ganzen, ausserhalb desselben gelegene differenzirende Ursachen mitwirken.

Die Unterscheidung dieser beiden Entwickelungsweisen gründet sich somit allein auf den *Sitz* der differenzirenden, im Speciellen also der die specifische Natur sowie die Oertlichkeit und Zeit der Gestaltungen oder qualitativen Veränderungen bestimmenden Ursachen, nicht aber auf den Sitz der Quelle der blos als Vor-

bedingung zu diesen Veränderungen etwa nöthigen Spannkräfte oder lebendigen Kraft [s. S. 14 und 208]. Dieser bleibt hierbei absichtlich ausser Betracht, um die Behandlung der Probleme zu erleichtern und die Bezeichnungen zu vereinfachen; auch ist es für das Wesen der Entwickelungsvorgänge, dessen Ermittelung unsere Hauptaufgabe ist, von untergeordneterer Bedeutung, ob die [**282**] zu den specifischen Veränderungen zwar nöthigen aber nicht die specifische Natur und auch nicht Ort und Zeit der Entwickelungsvorgänge bestimmenden Kräfte in dem veränderten Theile selber, z. B. als Nahrungsdotter aufgespeichert sind oder, wie gewöhnlich der Sauerstoff, das Licht und die Wärme, von aussen her zugeführt werden; wohl aber kann auf einem weiteren Stadium unserer Kenntnisse die stete Berücksichtigung dieses Momentes von grosser, insbesondere auch von practischer Bedeutung werden.

Um Irrthümern vorzubeugen ist stets gegenwärtig zu halten, dass es Selbstdifferenzirung im „analytischen“ Sinne, also in Bezug auf das „Geschehen“ selber, auf die Veränderung blos des gerade veränderten Theiles nicht giebt und nicht geben kann, da entsprechend dem Beharrungsgesetz nichts von selber seinen Zustand zu verändern vermag [siehe S. 14].

Die Entwickelung besteht also ihrem Wesen nach in Wechselwirkungen, in gegenseitigen Beeinflussungen, was ich in der Einleitung zu meinen Beiträgen zur Entwickelungsmechanik zu erwähnen nicht unterlassen habe.

Nur indem auf das Eine ein Anderes einwirkt, kann eine Veränderung an diesem hervorgebracht werden. Betrachten wir das Andere für sich, so ist die Veränderung desselben abhängige Differenzirung; betrachten wir beide Theile als ein System, so ist diese Veränderung Selbstdifferenzirung „dieses Systemes“, wobei von der vorausgegangenen, vielleicht äusseren Ursache abgesehen wird, welche den zweiten Theil plötzlich in die Lage brachte, auf den ersten wirken zu können.

Die Verwendung dieser Bezeichnungen hat also im rein dynamischen Sinne nur sehr untergeordneten Werth, denn sie bezeichnet

im Grunde blos willkürliche Arten unserer Betrachtung und beruht zudem auf der ausschliesslichen Berücksichtigung [**283**] der gestaltenden oder qualitativ differenzirenden Ursachen; aber gleichwohl hat es Werth für unsere Erkenntniss zu ermitteln, ob, resp. wie weit ein bestimmt „abgegrenztes" Gebilde z. B. ein Organ, ein Keimblatt, ein ganzer Organcomplex seine Gestalt resp. Beschaffenheit in ihm selber liegenden oder äusseren „gestaltenden" Ursachen verdankt.

Das reife Ei ist ein Mechanismus, der blos einer einmaligen äusseren Einwirkung (der Befruchtung) bedarf, um dann, wie ich gezeigt habe (Nr. 19), aus in ihm selber liegenden Gestaltungsursachen eine grosse Anzahl von typischen Veränderungen in typischer Reihenfolge sich abspielen zu lassen, so dass die nach dieser Einwirkung vor sich gehenden Veränderungen in ihrer Gesammtheit als Selbstdifferenzirungen „des Eies" bezeichnet werden können. Durch was für ein Moment bei der Parthenogenese die Entwickelung veranlasst wird, wissen wir nicht; wir dürfen uns diese Ursachen aber äusserst einfach, vielleicht als blosse „Auslösung" vorstellen, ähnlich der Anzündung eines lang dauernden wechselvollen Feuerwerkes, ohne deshalb die specielle Einrichtung des Eies mit derjenigen eines Feuerwerkes in Parallele stellen zu wollen.

Obgleich also die Selbstdifferenzirung kein actives, sondern blos ein topographisches Princip ist, wird uns der Nachweis seines speciellen Antheiles an der normalen Ontogenese gleichwohl ein nicht zu unterschätzendes Maass von erster Einsicht in die Entwickelungsvorgänge gewähren; und ausserdem wird uns dasselbe als Hilfsprincip für die erste entwickelungsmechanische Forschung äusserst dienlich sein. Ich habe daher nicht ohne besonderen Grund es allgemein als die erste Aufgabe entwickelungsmechanischer Forschungen bezeichnet (Nr. 13), zunächst stets den Antheil jedes der beiden genannten, im erörterten Sinne einander entgegengesetzten Principien an der formalen oder qualitativen Veränderung jedes der entwickelungsmechanischen Untersuchung unterworfenen Gebildes oder Theiles festzustellen. [**284**] Darin sehe ich den Weg, der uns

eine erhebliche Strecke weit stetig und direct unserem Ziele zuführt. Und die nachstehend zu erörternden Differenzen der Auffassungen beziehen sich wesentlich auf diese Frage.

„Der Ausfall der Antwort über unsere Alternative (scil. Selbstdifferenzirung oder abhängige Differenzirung) wird für die Auffassung mehrerer fundamentaler Fragen von bestimmender Bedeutung sein:

„Es erhellt zunächst, dass wenn viele „Theile" des Eies sich rein aus den eigenen, in ihnen selber liegenden gestaltenden Kräften differenziren, und auf diese Weise die spätere grosse Mannigfaltigkeit entsteht, dass alsdann das Ei schon von vornherein aus entsprechend vielen verschiedenen Theilen zusammengesetzt sein muss, dass die Entwickelung also wesentlich Metamorphose von Mannigfaltigkeit, Evolution in unserem Sinne ist, trotz der formalen Epigenesis C. F. Wolff's; ferner dass bei der Furchung, welche das Material nicht blos zerkleinert, sondern wesentlich zugleich auch in gewissem Maasse fest localisirt, diese differenten Materialien zugleich in einer der späteren Entwickelung entsprechenden Weise geordnet werden müssen, was nur durch bestimmte qualitative Sonderung bei der Zelltheilung in der nach einem typischen Schema verlaufenden Furchung möglich erscheint. Damit werden die causalen Bedingungen der Entwickelung vorzugsweise in das Moleculargeschehen verlegt und entziehen sich vorderhand grossentheils unserer weiteren Erforschung. Das ganze gefurchte Ei ist alsdann vielleicht blos die Summe dieser selbstständigen Theile, und es findet während der Periode dieser selbstständigen Differenzirung der Theile kein einheitliches Zusammenwirken zu einem Ganzen statt; daher kann dann auch das Ganze normaler Weise keinen regulirenden, gestaltenden Einfluss auf die Theile ausüben. W. His' Princip der „organbildenden Keimbezirke" erhält dann neben seiner descriptiven zugleich auch eine einfache causale Bedeutung und lässt sich [**285**] in dieser Bedeutung zurück bis auf das eben befruchtete, vielleicht zum Theil auch noch auf das unbefruchtete Ei ausdehnen. Die Doppelbildungen müssen zur Zeit der ersten Furchungen schon angelegt werden."

„Wenn dagegen die Entwickelung wesentlich durch Wechselwirkung aller oder vieler Theile vor sich geht, so braucht umgekehrt das befruchtete Ei nur aus wenigen verschiedenen Theilen zu bestehen, welche durch wechselndes Zusammenwirken nach und nach grosse Complicationen schaffen. Die Entwickelung ist dann wesentlich Production von Mannigfaltigkeit, Epigenesis in unserem Sinne. Es findet ein wechselseitiges Zusammenwirken der Theile zu einem Ganzen statt, wobei ein regulirender Einfluss von dem Ganzen auf die Theile rückwärts ausgeübt werden kann; und uns ist in der Feststellung dieser Correlationen ein reiches Feld mit den Mitteln der Zeit in angriffnehmbarer Forschung gegeben. His' Princip der organbildenden Keimbezirke hat dagegen dann nur insofern eine causale Bedeutung, als es die Orte der Resultantenbildung mannigfacher Wechselwirkungen bezeichnet; und es ist von nur untergeordnetem Werthe, diese Orte schon vor der Zeit des Eintrittes dieser Wirkungen auf das noch indifferente Keimmaterial des ungetheilten oder unbefruchteten Eies zu projiciren. Die Doppelbildungen können alsdann vielleicht noch zu einer Zeit angelegt werden, in welcher durch Correlation die Differenzirung der Axenorgane stattfindet."

„Desgleichen wird unsere Auffassung von dem speciellen Wesen der Befruchtung und von der Art der Antheilnahme des Samens und des Eies an der Bildung des Embryo, sowie rückwärts folgernd auch die Auffassung des speciellen Mechanismus der Vererbung von dem Ausfall der Antwort auf diese Frage bestimmt werden; und wir können über diese Probleme wohl überhaupt nur von diesem Puncte aus allmählich eine gewisse Sicherheit erlangen."

[**286**] „Schliesslich aber können Selbstdifferenzirung und abhängige Differenzirung der Theile und damit Evolution und Epigenesis sich, wie im anorganischen Geschehen, in mannigfachem Zusammenwirken combiniren; und es wird dann unsere Aufgabe sein, bei der Deutung unserer Beobachtungen doppelte Vorsicht und doppelten Scharfsinn aufzuwenden,

um die Antheile jedes beider Principien richtig von einander zu sondern."

In diesen der Einleitung zu meinen Beiträgen zur Entwickelungsmechanik entnommenen Worten [s. S. 19 und 20] habe ich mich wohl nicht vorzugsweise oder gar ausschliesslich für die Selbstdifferenzirung ausgesprochen, insbesondere nicht für das Vorhandensein vieler Qualitäten im Dotter des unbefruchteten Eies. Sondern es erhellt, dass von mir von vornherein die verschiedenen Möglichkeiten gleichmässig in Erwägung gezogen worden sind; ein Verhalten, von dem ich in den Arbeiten O. HERTWIG's keine sicheren Anzeichen finde. Erst auf Grund der besonderen Erwägung bereits bekannter und der eigenen Ermittelung neuer Thatsachen habe ich mich danach über den wirklichen Antheil der Selbstdifferenzirung geäussert und mich dabei den vorliegenden Thatsachen angeschmiegt und nahe liegende aber vorzeitige Verallgemeinerungen unterlassen, da es mir darum zu thun ist, dass zunächst ein möglichst solides Fundament für das einstige Gebäude der Entwickelungsmechanik gelegt werde.

Von den in dem erwähnten Wiener Referat (Nr. 26) ausführlich erörterten Thatsachen, welche für Selbstdifferenzirung sprechen, seien hier blos die wesentlichsten kurz mitgetheilt.

Nach Defecten am gefurchten Ei erhielt ich circumscripte Defecte am Embryo (Nr. 18). Nach Tödtung einer der beiden ersten Furchungskugeln (Nr. 22) entwickelte sich die überlebende andere Furchungskugel zu einem halben linken oder rechten Embryo mit blos einem Medullarwulst, einem Ohrbläschen etc.; die operirte Eihälfte kann dabei unverändert bleiben oder sich zer- [**287**] setzen; entsprechende microscopische Präparate wurden dem Anatomen-Congress demonstrirt. Manchmal schon auf der Semigastrulastufe, gewöhnlich erst auf der Hemiembryostufe begann eine „Postgeneration" d. h. eine nachträgliche Bildung der noch nicht gebildet gewesenen fehlenden Hälfte des Embryo ohne Benutzung des Materiales der getödteten Eihälfte (s. S. 796 u. 800). Findet Benutzung des Materiales der getödteten Eihälfte statt, so beginnt die Postgeneration oft viel früher.

Ich hatte ferner beobachtet, dass die vier ersten Furchungszellen des Froscheies sich jede für sich zu einer Viertelgastrula, und

je zwei dieser vier Zellen sich noch weiter zu einem rechten oder linken, vorderen oder hinteren halben Embryo zu entwickeln vermögen. Dies Ergebniss habe ich in die Worte gefasst: „Die Entwickelung der Froschgastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryo ist von der zweiten Furchung an eine Mosaikarbeit, und zwar aus mindestens vier verticalen, sich selbstständig entwickelnden Stücken".

Für die Zellen des Achtzellenstadiums habe ich angegeben (S. 782), dass sie die Gastrulation nicht mehr in den groben Formverhältnissen richtig zu vollziehen vermögen.

Chabry (5) machte entsprechende Befunde an Ascidieneiern; doch fand die hier stets ohne Benutzung der operirten Eihälfte verlaufende und nur unvollkommene Postgeneration früher als beim Frosche statt.

C. Fiedler (6) sah aus einer der beiden ersten Furchungskugeln des Seeigeleies eine Semimorula und die Semiblastula in Form einer halben hohlen Kugelschale hervorgehen. H. Driesch (7) fand am gleichen Material dasselbe: sah dann aber weiterhin, dass die Semimorula oder Semiblastula ihren Defectrand zusammenschloss und einen ganzen, normal gestalteten, aber entsprechend kleineren Pluteus bildete.

Chun (s. S. 808) sah aus halben Ctenophoren-Eiern je eine halbe
[288] Larve hervorgehen, welche erst nach der Geschlechtsreife die fehlende Hälfte postgenerirte.

Alle Experimentatoren haben also aus dem halben Ei zuerst eine typische Halbbildung erhalten; und beim Froschei liess sich von vornherein bestimmen, ob eine rechte oder linke Embryohälfte entstehen werde. Eine Verschiedenheit bekundete sich nur darin, dass bei Fröschen und Cölenteraten erst auf einer späteren Stufe als bei Ascidien und Echinodermen die Postgeneration begann. Die Ursache dieses Unterschiedes erblicken Chun und ich in dem grösseren Dotterreichthum der ersteren Eier als der letzteren (s. S. 810 Anm.)

Es ist ferner an die von P. Eckhart (21) beschriebene Kalbsmissbildung eines Hemitherium anterius zu erinnern, welche äusserlich genau die vordere, wie mit dem Messer abgeschnittene Hälfte

eines fast ausgetragenen Kalbes darstellte, während das Amnion an dem äusseren Defectrand entsprang und der Darmtractus wenig mehr als die Hälfte darbot. Diese seltene Form von Missbildung, die Hemitheria anterior[1]) bekundet, dass, obwohl die der hinteren Körperhälfte entsprechenden ersten Furchungszellen zu Grunde gegangen sind[2]), die vorderen Furchungszellen von untergeordneten Störungen abgesehen, sich normal entwickeln können, ohne dass eine ergänzende Postgeneration einzutreten braucht oder eingetreten wäre; und der vorliegende [**289**] Fall zeigt, dass diese Theilentwickelung auch bei einem Säugethier und zwar sogar fast bis zur Geburtsreife des Embryo möglich ist und dass, offenbar erst in viel späterer Zeit, als bei den Froschembryonen die vollkommene Postgeneration einsetzt, hier eine unvollkommene Postgeneration eines Stückes des Darmrohres stattgehabt hat. Es gehören vielleicht auch einige Formen des Acardius, welche gleichfalls hochentwickelte Theilbildungen von Säugethieren und Menschen darstellen, hierher; so der typische Acephalus dipus und manche Acormi, wie sie vielfach beschrieben worden sind. Wenn bei so abgegrenzten Defecten wie diesen letzteren auch die Zurückprojicirung auf das gefurchte Ei schwieriger ist, besonders auch, weil offenbar erheblicher nachträglicher Schwund von gebildet gewesenen Theilen stattgefunden hat, und die Entstehungsursache als später wirkend anzunehmen ist, so

1) Diesen Namen hatte ich der von mir aufbewahrten Missbildung auf der Etiquette beigelegt (s. S. 446), um diesen hohen Grad der Fortentwickelung einer Halbbildung als solcher zu unterscheiden von den von mir künstlich hervorgebrachten Hemiembryonen des Frosches, welche immer schon auf früher Entwickelungsstufe durch Postgeneration als Halbbildungen zu existiren aufhörten. Der an sich bezeichnende Ausdruck hat jedoch den Nachtheil, dass er bei der Aussprache nicht von den Hemiterien, halb Missgebildeten Js. Geoffroy-Saint-Hilaire's zu unterscheiden ist; doch glaubte ich, dass dies bei der vollkommen verschiedenen Bedeutung beider Ausdrücke nicht zu Missverständnissen Anlass geben werde. Herr Eckhart hat dann bei seiner Beschreibung den Namen von der Etiquette her ohne Kenntniss des Autors und seiner Gründe in Verwendung gezogen.

[2) Ueber die Ursache des Zugrundegehens der hinteren Furchungszellen wissen wir natürlich nichts und ebensowenig, ob die primäre Ursache gleich den ganzen hinteren Theil betraf, oder ob nach directer Zerstörung blos eines Theiles der hinteren Furchungszellen der andere Theil derselben secundär zu Grunde ging, weil etwa blos die „Gesammtheit" der Derivate einer der vier ersten Furchungszellen so hochgradiger Selbstdifferenzirung fähig ist (s. S. 452 und 779).]

beweisen sie doch gleichfalls eine hohe Selbstdifferenzirungsfähigkeit von embryonalen Theilen und zugleich wieder den relativen *Mangel an Postgenerationsfähigkeit der Säuger* in diesen speciellen Fällen und damit die *„beschränkte gestaltende Potenz“ der erhaltenen Furchungszellen* und deren Nachkommen, entgegen den Auffassungen DRIESCH'S und O. HERTWIG'S. Ich habe früher bereits (S. 205) auf eine bezügliche Aeusserung PANUM'S, dass die in Rede stehenden Missbildungen „dem Begriffe eines Organismus nicht entsprechen“ und auf die Verallgemeinerung F. MARCHAND'S (20), dass schon der normale Embryo in seinen früheren Stadien dem Begriffe eines Organismus nicht entspricht, hingewiesen. Ferner wurde zugleich die bezügliche Bedeutung der von W. ZAHN entdeckten, von S. LEOPOLD und E. FISCHER weiterhin verfolgten selbstständigen Weiterentwickelung transplantirter embryonaler Organe, sowie der Nebenmilzen und Nebenlebern und der Geschwülste, insbesondere der zahntragenden Dermoidcystome erörtert und bereits folgender Schluss abgeleitet:

„Wir ersehen aus den angeführten Beispielen, dass viele „Theile“ des Embryo unter günstigen Ernährungsumständen sich unabhängig von ihrer näheren oder ferneren Umgebung geweblich und formal zu differenziren vermögen, und dass dies [**290**] zum Theil sogar in annähernd normaler Weise geschehen kann. Daraus geht hervor, dass die Differenzirung dieser Theile an sich nicht eine Function der Wechselwirkung zwischen ihnen und den anderen Theilen ist. Also eine gewisse gewebliche und formale Selbstdifferenzirung vieler „Theile“ des sich entwickelten Eies ist sicher vorhanden. Ich werde durch besondere Specialuntersuchungen im Einzelnen festzustellen suchen, welche kleinsten Theile sie betrifft, in welcher Periode der Entwickelung sie anfängt, wie weit sie geht, und ob Complexe dieser kleinsten Theile sich wiederum weiter zu differenziren vermögen als die einzelnen Theile für sich.“

Darauf habe ich die formale Selbstdifferenzirung und die qualitative Selbdifferenzirung des Weiteren erörtert. Ich sehe jedoch von weiteren Selbstcitaten ab, denn es ist schliesslich einfacher und auf

die Dauer doch nicht ganz zu umgehen, dass die Herren, welche über die von mir behandelten Probleme sich äussern und zu meinen Auffassungen Stellung nehmen wollen, zum Aeussersten greifen und meine bezüglichen Arbeiten derart lesen müssen, dass sie von ihrem Inhalte Kenntniss haben.

In der Entwickelung eines halben Embryo aus dem halben Ei bekundet sich, dass in diesem halben Ei nicht blos das Material, sondern auch die differenzirenden gestaltenden Kräfte zur Bildung der betreffenden Körperhälfte enthalten sind; dass die Entwickelung derselben also von der anderen Eihälfte unabhängig, also Selbstdifferenzirung ist.

Weiterhin bekundet sich:

dass *bei diesen* Eiern die „***durch die Befruchtung activirten Energien***" jeder der ersten beiden Furchungskugeln und ihrer Derivate *blos auf die Bildung eines „halben" Individuums eingestellt sind*; dass dagegen die „*Energien zur Postgeneration*" *des Fehlenden* zwar „*potentiell*" vorhanden und durch die Befruchtung in die *Möglichkeit* gebracht sind, zur Thätigkeit veranlasst werden zu können, [**291**] dass aber zu dieser Activirung derselben erst noch ein besonderes Moment, eine *Störung*, nöthig ist; und dass der Auslösung oder der ersten erkennbaren Bethätigung dieser letzteren Energien ein bei verschieden beschaffenen Eiern verschieden lang dauerndes Stadium der latenten Reizung resp. der latenten Thätigkeit vorausgeht.

Diesem Stadium haben wir es zu verdanken, dass wir überhaupt zweierlei Entwickelungsarten, eine normale, directe [s. **typische**], und eine indirecte, regenerative [**atypische**, s. regula-

[1]) Alle Pathologen werden bei ihren täglichen Erfahrungen an den Tumoren (besonders den Dermoidcystomen) und den Doppelbildungen für die Specificität der Zellen eintreten. Dasselbe that jüngst ausführlich D. Hansemann (Die Specificität, der Altruismus und die Anaplasie der Zellen, 1893), ohne sich jedoch seiner Uebereinstimmung mit den hier vertretenen Auffassungen voll bewusst zu werden (vgl. S. 138 Anm. 2).]

torische] zu unterscheiden vermögen (s. S. 811—814). Erstere vollzieht sich eine Strecke weit unter Selbstdifferenzirung der ersten Furchungszellen und des Complexes der Derivate jeder derselben; letztere setzt tiefgehende Correlationen dadurch voraus, dass gerade die zu einem typischen, aber zur Zeit nicht bestehenden, mehr oder weniger weit entwickelten Ganzen fehlenden Theile nachgebildet werden.

Würde die Postgeneration sofort nach der Isolirung einer der zwei oder vier ersten Furchungszellen einsetzen, und somit *das Ei* auf dieser niedersten Entwickelungsstufe schon *aus dem Stadium des blos* ***„potentiellen Ganzen“*** zum ***„actuellen Ganzen“*** *erhoben worden sein*, so hätten wir das „Selbstdifferenzirungsvermögen jeder dieser Zellen“ zu einem entsprechenden Stück des Embryo gar nicht zu erkennen vermocht, sondern wir würden geschlossen haben, dass die *vier ersten Furchungszellen* ***„actuell“*** (*statt blos* ***„potentiell“*** *einander gleich* seien.

In diese Lage wären wir gekommen, wenn die neuen Versuche von Edmund Wilson (2) an Amphioxus die ersten in dieser Sache gewesen wären; und wir hätten darin verweilen müssen, bis bei einer Thierclasse das oben erwähnte Verhalten beobachtet worden wäre.

Wilson sah nach Isolirung einer der beiden oder einer der vier ersten Furchungszellen des Amphioxuseies diese Zelle sich theilen wie eine ganze Eizelle und direct eine voll- [**292**] kommene, aber entsprechend kleinere Gastrula bilden. Hier ist also das „Latenzstadium“ bis zur erkennbaren Activirung der zur Ergänzung dienenden Kräfte so kurzdauernd, dass wir nicht zweierlei Entwickelungsmodi unterscheiden können; auch kann die Postgeneration hier anscheinend sehr einfach vor sich gehen. Wenn die Activirung der potentiellen Energien zur Herstellung einer Ganzbildung hier wirklich sogleich nach dem ersten äusserlich sichtbaren Schritt der normalen Entwickelung, nach der ersten Furchung stattfindet, wäre es gewiss das Einfachste, dass aus dem „inactiven“ Idioplasson [s. Reserveidioplasson] sogleich die der fehlenden „actuellen“ Körperhälfte entsprechenden „potentiellen“ Idioplasson-

theile „kinetisirt“ und so das *„actuelle Ei“ completirt* würde[1]).

Bezüglich einer Furchungszelle des Achtzellenstadiums beobachtete WILSON am Amphioxusei, wie ich am Froschei (S. 782), dass sie unfähig ist, eine Gastrula zu erzeugen; also ist ihr Postgenerationsvermögen ein unvollkommenes und die *„potentielle Totipotenz“* der Zellen des Vierzellenstadiums hier anscheinend schon zu Ende.

In der Bethätigung ihres *„Vermögens zur typischen s. directen Entwickelung“ erweist sich jede der ersten Furchungszellen* des Frosches, der Ascidie, des Seeigels und der Ctenophoren von der andern *specifisch verschieden*; denn jede liefert für sich ein besonderes Stück der Blastula resp. der Gastrula und des zunächst aus ihr hervorgehenden Embryo; in der Bethätigung ihres *„Vermögens zur Postgeneration“* d. h. zur **atypischen** s. regulatorischen Entwickelung, dagegen zeigen sich *die vier ersten Furchungszellen gleich vermögend* und zwar *„totipotent“*.

Soweit diese beiderlei besonderen „Leistungen“ an besonderes „Material“ gebunden sind, werden wir, (worauf ich schon in meiner ersten bezüglichen Arbeit hingewiesen habe, s. S. 450) also annehmen müssen, dass dasjenige „Material“ (Idioplasson) der Furchungszellen, welches die **typische** Entwickelung desselben veranlasst resp. bestimmt, in den verschiedenen Zellen specifisch verschieden ist; während dasjenige Material, durch dessen Thätig- [**293**] keit die **Postgeneration** verursacht wird, das Reserveidioplasson in den vier ersten Furchungszellen gleich vermögend und zwar „totipotent“ ist. Als das [Haupt-] Depot des Idioplasson sehen wir den Kern an, von welchem aus aber dasselbe vielleicht nach Bedarf in den Zellleib übertritt. Das *durch die Befruchtung activirte* Idioplasson der „typischen“ Entwickelung wird also durch die Furchung *„qualitativ ungleich“*, das *nicht activirte Reserveidioplasson der Post- und Regeneration* zunächst *„qualitativ gleich“* getheilt.

[1]) Genaueres siehe in: ROUX, Ueber die verschiedene Entwickelung isolirter erster Blastomeren, Arch. f. Entwickelungsmechanik Bd. I, S. 596—618.

Ob wirklich mit dem Achtzellenstadium diese letztere Gleichheit zu Ende ist, bedarf wohl noch der weiteren Untersuchung, um eine Hemmung der Entwickelung dieser Zellen durch Schädigung mit Sicherheit ausschliessen zu können. Es läge nahe, zu vermuthen, dass diese „Ungleichheit“ in der Scheidung des Post- und Regenerationsmateriales, also des Reserveidioplasson erst mit der Scheidung des Materiales der „Keimblätter“ von einander einträte, und dass dann noch eine Zeitlang „innerhalb jedes Blattes“ dieses Idioplasson wieder „qualitativ gleich“ getheilt würde, so dass durch die Zusammenwirkung beliebiger, im Embryo oder voll entwickeltem Thiere (z. B. Hydra) neben einander liegender Stücke der beiden primären oder auch der drei resp. vier Blätter noch das Ganze regenerirt werden könnte. Die Möglichkeit solchen Zusammenwirkens von Zellen mehrerer Keimblätter würde auf bestimmte Arten der Entwickelungsmechanismen hinweisen.

Durch die Befruchtung werden also nach meiner Auffassung zunächst „kinetische“ Energien der „directen s. typischen“ Entwickelung producirt oder ausgelöst.

Durch „*Defect*“ oder vielleicht auch durch „*Alteration der Anordnung*“ der Theile wird, früher oder später, Activirung der nach der Befruchtung zunächst blos potentiellen Energien zur regenerativen s. atypischen Entwickelung veranlasst; letzteres geschieht auch noch nach dem sogenannten Abschlusse der Entwickelung beim Erwachsenen; aber bei den höheren Thieren alsdann nur in sehr geringem Grade. Es würde als ein Beweis der Richtigkeit meiner Auffassung ge- [**294**] deutet werden können, wenn man an den von einander getrennten Blastomeren des durchscheinenden zweigetheilten Amphioxuseies nach der Trennung sehen könnte, dass ein Theil des Kernes bei der nächsten Mitose unbetheiligt bliebe[1]), also wohl derjenige, der das Material zur typischen Entwickelung der erhaltenen Körperhälfte darstellt, während blos das

[1]) Einen Anfang zur Beobachtung solcher Ungleichheit der Kerntheilung stellt bereits die fundamentale Beobachtung Th. Boveri's von ungleichem Verhalten des Chromatins bei der Bildung von Geschlechtszellen und von somatischen Zellen dar (Entstehung des Gegensatzes zwischen somatischen und Geschlechtszellen. Sitzgsber. d. Ges. f. Morph., München, Bd. VIII, 1892).]

Reserveidioplasson sich theilte; und wenn dann bei der weiteren nächsten Theilung der so gebildete, anfänglich chromatinarme Kern ebenso viel und ebenso grosse und dicke Schleifen bildete als der der anderen Zelle. Doch das ist blos eine dem gegenwärtigen Stande unserer Auffassung angepasste Vorstellungsweise.

Das die Regeneration auslösende Moment braucht nicht blos wirklicher *„Defect“* zu sein; sondern in ähnlicher Weise kann anscheinend auch eine *„Störung der normalen Anordnung“* der Zellen wirken (s. Nr. 28, S. 657); wobei man allerdings annehmen kann, dass dadurch viele *Zellen „ihrer normalen Nachbarschaft beraubt“* werden, so dass also von mir so genannte *„Unterbrechungsflächen“* (s. S. 498 und 784) vorhanden sind, „selbst wenn schon andere Zellen den Platz der verdrängten vollkommen eingenommen haben“ und in Folge dessen keine „Spalten“ mehr bestehen.

Aber selbst ein noch viel geringerer Grad von Störung der Anordnung, bei welchem keine Zelle mit ihrer normalen Nachbarschaft fremden Zellen in Berührung zu kommen braucht, kann schon Re- resp. Postgeneration auslösen. Das geht, wie mir scheint, aus Versuchen Driesch's und Wilson's hervor, in denen aus Seeigel- und Amphioxuseiern, welche während der ersten Furchung geschüttelt und dabei statt zertheilt, blos rechtwinkelig zur normalen Theilungsebene stark gedehnt worden waren, Doppelindividuen entstanden (s. S. 794 u. 800). Eine ähnliche Bedeutung haben wohl auch die Beobachtungen Trembley's und Nussbaum's (14), dass umgestülpte Hydren, welche auf einer durchgesteckten Borste fixirt waren, gewöhnlich zweiköpfige Hydren lieferten.

Von der Regeneration mancher Protozoen, z. B. Stentor, **[295]** Stylonichia, Vorticellinen und Metazoen (Naïdeen), welche schon vor der Selbsttheilung dieser Thiere stattfindet, muss es zunächst zweifelhaft sein, wie weit sie etwa durch eine eventuelle geringe Streckung und Einschnürung also doch durch Alteration der Lage der Theile ausgelöst wird, oder wie weit hier noch besondere, die vorzeitige Regeneration auslösende Momente vorhanden sind.

Gehen wir nun zu der Besprechung der neueren Publication

H. Driesch's (1) über. Dieser Autor vernachlässigt neuerdings nach dem Vorgange O. Hertwig's (9) die von Fiedler (6) und von ihm selber (7) festgestellte Thatsache, dass oft aus dem halben Seeigelei zunächst eine deutliche halbe Morula und halbe Blastula in Form einer „halben Hohlkugel“ entsteht. Er folgert, ohne noch von Wilson's Ergebnissen Kenntniss zu haben, bereits aus der darauffolgenden Bildung eines normal gebauten ganzen Pluteus, den omnipotenten Charakter der Furchungszellen“ und stellt die Sätze auf: „dass die Furchung ein gleichartiges indifferentes Material liefert, von dem jedes Element, wenn isolirt, den ganzen Organismus liefern kann“. „Ein völlig unbekanntes Correlationsprincip beherrscht die Formbildung“ [1]).

Vielleicht hat ihn zu dieser Vernachlässigung der Semimorula die gleichfalls am Seeigelei von ihm, wie früher von mir am Froschei beobachtete Thatsache veranlasst, dass nicht selten statt der „hohlen“ Halbkugel ein „solider“, beim Seeigel rundlicher Zellhaufen gebildet wird. Diesem soliden rundlichen Zellhaufen können wir aber nicht ansehen, ob er der Ausdruck davon ist, dass die kinetische Energie in diesen Fällen von der Isolirung der Furchungszellen an auf die Bildung eines Ganzen eingestellt war, oder ob seine Entstehung nicht blos auf Störung der auf die Production einer hohlen Halbkugel, einer richtigen Semimorula gerichteten Kräfte beruht. Selbst wenn erstere Annahme richtig wäre, was ich aber bezweifle, so würde in Folge des neben diesen Fällen sicher constatirten Entstehens von [**296**] wirklichen „Halbbildungen“ aus einem „halben Ei“ (s. Nr. 28, S. 616) blos geschlossen werden dürfen, dass die bereits für verschiedene Thierclassen fest gestellten Ungleichheiten in der Geschwindigkeit der Auslösung und Bethätigung der Postgenerationsmechanismen auch schon bei ein und derselben Art vorkommen können (s. S. 811, u. Nr. 33).

Driesch legt bei seinen Folgerungen besonderen Werth darauf, dass das vorhandene Material, welches während der Furchung eine

[[1]) Im Sinne von Driesch hat sich weiterhin geäussert C. Herbst, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55, S. 462.]

offene hohle Halbkugel ist, sich einfach durch Zusammenlegung seiner Ränder zu einer ganzen Blastula schliesst, ohne dass das fehlende Furchungsmaterial etwa durch Zellenknospung ergänzt wird. Er folgert: „Von Regeneration ist keine Rede."

Diese Folgerung halte ich nicht für richtig.

Trembley giebt an, dass die Ränder der beiden Theile einer der Länge nach halbirten Hydra binnen einer Stunde verwachsen. Nussbaum (10) nimmt an, dass dabei die Zellen amöboid werden, mit ihren Leibern zunächst zusammenfliessen, um sich später wieder in normale Zellterritorien zu gliedern. An viel kleineren Stücken sah Nussbaum, dass jedes zunächst, wie bei der embryonalen Entwickelung der Polypen, eine geschlossene Blase bildete, an der je nach der Grösse verschieden schnell die Tentakel und der Fuss sich neu bildeten.

Da diese Thiere während der Regeneration keine Nahrung aufnehmen, muss also all dieses durch „Umordnung" der vorhandenen Zellen, mit oder ohne Verkleinerung derselben durch Theilung vor sich gehen; und dabei muss eine entsprechende „Umdifferenzirung" schon differenzirter Zellen stattfinden[1]).

Der Vorgang dieser Regeneration von Stücken der erwachsenen Hydra ist also sehr ähnlich dem der Postgeneration einer Semiblastula des Echinodermen.

Es giebt also eine *Regeneration durch ausschliessliche oder überwiegende „Umordnung" und „Umdifferenzirung" von Zellen*, ohne oder mit nur geringer [**297**] „Proliferation" bei der Regeneration.

Bei den erwachsenen höheren Thieren überwiegt umgekehrt die Proliferation bei der Regeneration.

[[1]) Bei dieser Thatsache der Regeneration eines kleinen Stückes der erwachsenen Hydra ohne Nahrungsaufnahme zu einer entsprechend kleinen aber ganzen Hydra scheint es mir nicht angänglich, „den Begriff der Regeneration auf „„reine Sprossungsvorgänge"" zu beschränken" (s. Driesch im Arch. f. Entw.-Mech. I. S. 400); sondern die hier eingeführte Unterscheidung einer Regeneration durch Umordnung und Umdifferenzirung der Zellen ist unerlässlich nöthig; auch kommt Gleiches bei der Postgeneration vor (s. S. 498, 508, 785).]

Aber Umordnung und Umdifferenzirung von Zellen findet bei jeder Regeneration, auch der höheren Wirbelthiere, statt. Die Unterschiede dieser beiden von mir unterschiedenen „Regenerationsarten" sind also wesentlich quantitative. (s. S. 511 und 801.)

Dass bei jeder Regeneration Umänderung der Anordnung und von der früheren verschiedene Verwendung von Zellen stattfindet, ist leicht zu erschliessen, bestünde sie auch blos in der nicht normalen Proliferation: diese letztere Beschränkung ist aber nicht einmal zutreffend. Denn wenn es Regeneration ohne andere Verwendung bereits differenzirter Zellen gäbe, so müsste in diesen Fällen die Regeneration ausschliesslich von undifferenzirten Zellen des Individuums besorgt werden, also ähnlich, wie man es früher als durch die weissen Blutzellen geschehend annahm, was von P. Fraisse (11), Götte, Carrière, D. Barfurth (12) u. A. als irrthümlich erwiesen ist. Wir müssten somit in den Geweben allenthalben besondere für die Regeneration aufgesparte, bisher gar nicht verwendete und nicht differenzirte Zellen haben, was gleichfalls nicht zutrifft.

Nach den vorliegenden Thatsachen und unter Verwendung meiner Beobachtungen über die Postgeneration der Semigastrulae und Hemiembryonen des Frosches dürfen wir ferner schliessen, dass bei den „höheren Thieren" während *des früheren Embryonallebens* die Post- resp. wohl auch die Regeneration *mehr durch Umordnung* und *Umdifferenzirung* von Zellen, im *erwachsenen* Zustande dagegen *mehr durch Neubildung von Zellen* sich vollzieht[1]).

Aber selbst bei der Regeneration der ältesten Individuen findet, wie die Beobachtung der Wundheilung zeigt, zunächst Umordnung mehrerer, an die Untersuchungsfläche angrenzender respect. ihr benachbarter Zellreihen statt. Die Embryonen der höheren Thiere

[[1]) Dieser Unterscheidung einer Regeneration durch Umordnung und Umdifferenzirung einerseits und durch Proliferation andererseits hat sich auf Grund eigener Beobachtungen D. Barfurth angeschlossen (Ueber organbildende Keimbezirke und künstliche Missbildungen des Amphibieneies. Anatom. Hefte 1893, S. 375).] (Weiteres siehe Nr. 28, S. 621 u. 657).

[**298**] bieten also wieder vorübergehend ein Verhalten dar, wie es bei den niederen Thieren das bleibende ist. Ich erinnere dabei an das von mir entdeckte entsprechende Verhalten von Wirbelthierembryonen gegen den electrischen Strom, welches in früher Zeit dem Verhalten der Protisten entspricht (s. S. 745).

Driesch stützt sich bei seiner Folgerung der Gleichwerthigkeit und Indifferenz der Furchungszellen weiterhin auf Beobachtungen an durch Druck hochgradig abgeplatteten Eiern, welche auf dem achtzelligen Stadium statt aus zwei Zelllagen zu je vier Zellen blos aus einer einzigen Zelllage zu acht Zellen bestand. Er nimmt an, wenn in den verschiedenen Furchungszellen verschiedenes idioplastisches Material enthalten sei, so müsse dies dabei in abnorme Lagerung zu einander gebracht worden sein. Da gleichwohl normale Embryonen gebildet werden, sei die Gleichheit und Omnipotenz evident.

Ich habe schon vor Jahren Froscheier vor und während der Furchung [in verschiedenen Richtungen] platt gedrückt und dabei statt der zweiten senkrechten, normaler Weise rechtwinkelig zur ersten stehenden Furche eine zweite, der ersten parallele Furche, ferner statt der ersten wagrechten Furchung, welche als dritte Furchung aufzutreten pflegt, noch eine dritte senkrechte, der normalen vierten entsprechende Furchung erhalten und danach normale Embryonen entstehen sehen (s. S. 445 Anm. und Nr. 29, S. 605). Bei mir war jedoch die achtzellige Platte aus zwei vierzelligen Lagen gebildet, da die dritte senkrechte Furchung nicht, wie die beiden ersten, rechtwinkelig zu den pressenden Glasplatten, sondern annähernd parallel zu ihnen gestellt war. Somit ist in Driesch's Fall in der That eine wesentlich höhere Abweichung von der Norm vorhanden gewesen.

Aber ich meine, es müsste die weitere Entwickelung dieser Eier erst auf's Genaueste verfolgt und mit der normalen Entwickelung verglichen werden, und es müssten wohl auch sonst noch weitere allgemeinere entwickelungsmechanische Erfahrungen gewonnen werden, ehe eine specielle Deutung dieses Versuches möglich sein wird, ehe [**299**] man insbesondere behaupten kann, dass er weder auf Anachronismus, also auf leichten Varietäten der normalen Entwickelung, noch auf Vorgängen der vorstehend charakteri-

sirten Arten der regulatorischen Entwickelung beruhe, sondern dass hier noch die „typische“ Entwickelung vorliege[1]).

[Nicht eine „Omnipotenz“ (Driesch) wohl aber] die „Totipotenz“ der ersten Furchungszellen ist von mir vertreten worden, aber nicht ihre „Gleichheit“. Die Zellen im Ganzen sind ungleich, denn jede bildet für sich ein anderes Stück des Embryo; ungleich sind ihre die normale s. typische Entwickelung bestimmenden Theile; gleich und totipotent ist blos das ausserdem in ihnen vorhandene Reserveidioplasson.

Die Einsicht, dass bei der Re- und Postgeneration völlig unbekannte Correlationen vorkommen müssen, ist nicht neu.

Wir werden erst ermitteln müssen und auch können, ob diese bei der Re- und Postgeneration stattfindenden Correlationen blos anfangs oder während der ganzen Dauer der Regeneration stattfinden; ferner ob, eventuell bei welchen Thieren, sie vom ganzen defecten Gebilde oder blos von Theilen desselben, etwa den die Unterbrechungsfläche bildenden Zellen, [letztere im weiteren Sinne s. S. 834], oder von Ganglien etc. ausgehen, ehe wir beurtheilen können, ob O. Hertwig's weiter unten eingehender zu besprechender Ausspruch, dass alle einzelnen Theile des Organismus sich stets in Beziehung zu einander entwickeln, dass die Entwickelung eines Theiles stets abhängig von der Entwickelung des Ganzen ist (3), auch nur für die Post- und Regeneration Richtiges enthält.

Dagegen spricht aber schon jetzt in gewissem, einschränkendem Sinne die Thatsache, dass die Regeneration bei Tritonen nach Spallanzani (21) auch stattfindet, wenn alle vier Extremitäten zugleich abgeschnitten worden sind; woraus zu folgern ist, dass zur Bildung neuer Extremitäten der einen Antimere die Anwesenheit der anderen Extremitäten wenigstens „nicht nöthig“ ist, dass also von ihnen zu dieser Bildung keine gestaltenden Correlationen auszugehen „brauchen“.

Es ist schon mehrfach die O. Hertwig's Auffassung ent- [**300**]

[[1]) In ähnlichem Sinne äusserte sich gleichzeitig F. Braem (Das Princip der organbildenden Keimbezirke und die entwickelungsmechanischen Studien von H. Driesch, biolog. Centralblatt, März 1893, S. 146–151).]

gegengesetzte Ansicht ausgesprochen worden, dass das Begrenzungsmaterial jedes Durchschnittes, an dem Regeneration eines Thieres erfolgt, selber die gestaltenden Ursachen enthalte, um die pheripher von ihm gelegenen Theile zu reproduciren. Wenn wir diese Auffassung entwickelungsmechanisch formuliren wollten, müssten wir sagen, dass jede Zelle noch von demselben Material enthielte, welches sie befähigte, ihre normalen Nachkommen und deren Anordnung bei der Ontogenese zu produciren, und dass zufolge dessen jede einen Defect begrenzende Zelle auf's Neue zur Wiederholung ihrer früheren normalen Leistung befähigt sei, und dass sich auf diese Weise die Regeneration vollziehe. Bei unvollkommener Entfernung der Nachkommen einer Zellgruppe, also bei blossen umschriebenen Substanzverlusten müsste dann entweder eine zweite Bildung des im entwickelungsmechanischen Sinne peripheren, d. h. descendirenden Theiles, also eine Doppelbildung stattfinden, oder die noch vorhandenen Theile müssten die Fähigkeit haben, die weitere Production neuer Theile zu verhindern; was in dem gedachten Falle vielleicht einfach mechanisch durch räumliche Behemmung sich vollziehen könnte.

Sehen wir davon ab, dass diese Hypothese eine Entwickelung durch fast vollkommene Selbstdifferenzirung voraussetzt, welche nicht erwiesen ist, so spricht gegen die Richtigkeit dieser Auffassung erstens, dass bei circumscripten Defecten der Extremitäten, bei Wunden mit grossem Substanzverlust der Ersatz deutlich erkennbar nicht überwiegend in centrifugaler Richtung vor sich geht, wie es sonst wohl zu erwarten sein müsste, sondern, bei genügender Ernährungsgelegenheit von der Peripherie her, in gleichem Maasse auch von ihr aus stattfindet. Blos bei den Cerebrospinalnerven ist die Regeneration centrifugal gerichtet; ein Verhalten, welches wohl mit Recht von dem Einfluss der central gelagerten, den Nervenfasern zugehörigen Ganglienzellen abgeleitet wird.

Ferner widerspricht der Wiederholung der embryonalen Zellfolge bei der Regeneration auch der Vorgang der Regeneration [**301**] abgeschnittener Extremitäten, da die Ueberhäutung der Wunde durch Epithelien und deren Nachkommen geschieht, welche am Embryo

diese Zellen nicht geliefert haben; denn das Ectoderm des Embryo ist von Anfang an allenthalben continuirlich angelegt und wird an den Stellen des vorsprossenden Extremitätenstummels nicht erst durch Ueberwanderung und Vermehrnng von Randzellen dieser Stelle nachträglich producirt. Entsprechendes gilt für den Mesodermantheil der Extremitäten. Es liegen vielmehr bei der Regeneration wieder Fälle vor, in denen, wie ich mich anderwärts ausgedrückt habe (S. 52 und 93), die geformten Producte constanter sind als die speciellen Arten ihrer Herstellung[1]).

Drittens vollzieht sich, wie wir gesehen haben, die Regeneration überhaupt nicht blos durch Bildung neuer Zellen, sondern auch durch Umordnung und andere Verwendung, also Umdifferenzirung (s. Nr. 28, S. 657) bereits differenzirter Zellen; diese Art der Regeneration nun kann von denselben Zellen in verschiedenen, sogar in entgegengesetzten Richtungen ausgehen. Halbiren wir z. B. eine Hydra durch einen Querschnitt, so bildet der orale Querschnitt den aboralen Körpertheil, der aborale den oralen Theil. Schneiden wir bei einem anderen Individuum einige Zellenbreiten mehr oral durch, so bilden die jetzt am aboral gelegenen Querschnitt befindlichen Zellen den oralen Theil des Thieres, obgleich sie im vorigen Experiment den aboralen Theil durch Umgruppirung dargestellt haben.

Wenn, wie wir bei Amphioxus sahen, schon eine einzige, und nur bis auf die erste Stufe entwickelte Zelle das ganze fehlende Stück ersetzt, oder wenn im Minimum drei Zellen aus den drei Leibesschichten der entwickelten Hydra dadurch, dass andere Theile des entwickelten Individuums fehlen, zur Entwickelung eines ganzen Individuums angeregt werden, so wirken also „Theile“ eines mehr oder weniger, immer aber bereits etwas „entwickelten“ Indi-

1) R. Hertwig und jüngst F. von Wagner (Einige Bemerkungen über das Verhältniss von Ontogenie und Regeneration. Biolog. Centralbl. 1893, Bd. 13, S. 287—296) haben auf die Verschiedenheit in der Betheiligung der Keimblätter an der normalen Ontogenese und an der Regeneration resp. Knospung bei Wirbellosen hingewiesen, also sogar auf viel gröbere Unterschiede zwischen beiden Bildungsarten, als sie hier vertreten worden sind; gleichwohl aber entstanden auch in diesen Fällen dieselben typischen Producte wie bei der geschlechtlichen Vermehrung.

viduums auf das in ihnen selber enthaltene Reserve-Idio- [**302**] plasson *fast wie eine Befruchtung auf das Ei.*

Nur wird blos das dem Ganzen der jeweiligen Entwickelungsstufe Fehlende gebildet. Diese Wirkungen können meiner Meinung nach nicht blos durch den Wegfall des Seitendruckes nach Weigert „ausgelöst" sein. Es müsste vielmehr das in einem mehr oder weniger entwickelten Zustande vorhandene Stück die Bildung des zu dem, zur Zeit nicht vorhandenen, entwickelten Ganzen Fehlenden veranlassen. Diese Fassung hat indess ein metaphysisches Gepräge. [Denn wie soll das Vorhandene die Bildung eines anders Beschaffenen Fehlenden veranlassen; oder wie soll etwa gar das Fehlende, also dasjenige, was nicht da ist, seine eigene Bildung in einem Anderen veranlassen? Man könnte ferner sagen: Wie soll ein Ganzes entstehen, welches blos ideell vorhanden ist? Diese Annahme wäre aber nicht richtig, denn das Ganze ist in dem defecten Individuum wohl reell vorhanden, aber in unentwickeltem Zustande, im Reserveidioplasson der Zellen; defect ist blos das „entwickelte" Ganze.]

Wir vermeiden den metaphysischen Schein und gewinnen eine mehr mechanische Auffassung, wenn wir annehmen, es werde (vielleicht durch das Fehlen normaler qualitativer Wirkungen von der Seite des Defectes her) in den die Unterbrechungsfläche bildenden oder ihr benachbarten Zellen oder Zellschichten die volle Thätigkeit des in diesen Zellen enthaltenen, zur Veranlassung der Bildung eines ganzen Individuums der Species befähigten Reserve-Idioplasson ausgelöst; aber das entwickelt, also schon differenzirt Vorhandene hemme durch seine Anwesenheit und Wirkung die Bildung der ihm entsprechenden Theile; oder es würden in dem zur Bildung eines ganzen Individuums oder eines bestimmten Stückes befähigten Reserveidioplasson überhaupt blos diejenigen Theile zur Thätigkeit angeregt, welche noch nicht in entwickeltem Zustande sich vorfinden (s. S. 78 und Nr. 28, S. 658 u. f.).

Bei dieser mechanischen Fassung des Problems müssen wir aber neben ausgedehnter Selbstdifferenzirung vieler Theile Correlationen supponiren, die uns zur Zeit ihrer speciellen Natur nach

vollkommen unbekannt sind; doch solche Annahme könnten wir nach obiger Darlegung auch bei der metaphysischen Fassung nicht vermeiden. Ueber diese Correlationen habe ich mich schon in dem citirten Referat (s. S. 814) andeutungsweise ausgesprochen; da es sich jedoch zur Zeit blos um allgemeinste, vielleicht von der Wahrheit sehr weit entfernte Ver- [**303**] muthungen handeln kann, halte ich es nicht für angezeigt, dieselben hier zu wiederholen (s. Nr. 28).

Welcher Art nun die Correlationen bei der regenerativen s. regulatorischen Entwickelung auch sein mögen, so sind wir doch nicht berechtigt, dieselben ohne weiteres auch der normalen s. typischen Entwickelung zuzuschreiben, wie es seitens H. Driesch's und O. Hertwig's geschieht, indem sie die nach Defecten am Ei auftretenden Vorgänge nicht von den Vorgängen der typischen Entwickelung sondern. Diese Identification ist nach der bei der typischen Entwickelung constatirten Selbstdifferenzirung der ersten Furchungskugeln unzulässig, obschon die Regeneration der Hauptsache nach unter denselben „Formen“ sich vollzieht, wie sie bei der normalen Entwickelung vorkommen, und obschon gewiss auch mancherlei Bildungsvorgänge beiden Entwickelungsarten gemeinsam sein werden, trotz der bei der Regeneration nöthigen Correlationen.

Diese beiden Entwickelungsarten knüpfen an die beiden Hauptarten der Vermehrung der Individuen an: die regenerative s. regulatorische Entwickelung schliesst sich an die Vermehrung durch „Theilung“ des „entwickelten“ Individuums unter Regeneration jedes Theilstückes zu einem Ganzen an; die directe s. typische Entwickelung dagegen schliesst an die Vermehrung durch Theilung einfacher, d. h. äusserlich nicht oder wenig differenzirter Zellen, der „Fortpflanzungszellen“ der Metazoen, der „ruhenden Zelle“ der Protozoen an.

Zusammenfassend ist daher zu sagen: *Die **directe** s. **typische** Entwickelung des Metazoën-Individuums* geht aus von einer einfach erscheinenden ganzen Zelle von typischer Abkunft, der Eizelle. Der Beginn dieser Entwickelung setzt meist mit einer Befruchtung ein. In ihrem Verlaufe ist sie formal charakterisirt durch die

typische Ganzfurchung, die Bildung einer ganzen Morula, Blastula, Gastrula und durch die sonstigen bekannten, für jeden Thierstamm resp. jede Species typischen äusseren und inneren Formenwandlungen. Entwickelungsmechanisch ist sie bis jetzt charakterisirt in den ersten Stadien [(beim Frosch) durch die Bestimmung der ersten Theilungsebene durch die Befruchtungsebene, durch die Anlage der Schwanzseite des Embryo auf der Befruchtungsseite des Eies, durch die Lage der Medianebene in der ersten Furchungsebene etc. s. S. 425 Anm.] ferner [**304**] durch die erwähnte Selbstdifferenzirung der ersten Furchungszellen zu bezüglichen Theilstücken der Morula, Gastrula und des Embryo, in etwas späteren Stadien gleichfalls durch einige wenige von mir nachgewiesene Selbstdifferenzirungen (Selbstschluss des Medullar- und des Darmrohres), (s. S. 246) ferner durch einige aus den Missbildungen erschlossene Selbstdifferenzirungen (s. S. 203, 828), sowie durch mehrere bereits ermittelte Arten von Correlationen (s. S. 211 u. 253).

Ihr Wesen ist bezeichnet vornehmlich durch stets denselben typischen Ausgang von einer [ihrer Herkunft und Beschaffenheit nach typischen], äusserlich „undifferenzirten" ganzen Zelle und (von geringen Variationen und ihnen entsprechenden directen Anpassungen, Selbstregulationen hier abgesehen, s. Nr. 28, S. 667 und Nr. 31, S. 279) durch in allen Fällen denselben typischen Verlauf. Eben in Folge dieses immer gleichen Anfanges konnte der Verlauf dieser Entwickelung etwas Typischeres, mechanisch Festeres, in bestimmte Bahnen Eingeengtes, wie es in der Selbstdifferenzirung grösserer oder kleinerer Theile sich ausspricht, und so für die Production grösserer Complication Ausreichenderes und wohl auch Kürzeres erlangen, als es die zweite Entwickelungsart darbietet.

Die *atypische* sive *post- oder regenerative* s. *regulatorische Entwickelung* dagegen kann von einem atypisch grossen „Stücke" eines mehr oder weniger „entwickelten", differenzirten Organismus ausgehen, wobei die Differenzirung bereits ihr höchstes Stadium erreicht haben oder, wie bei der Postgeneration eines zweigetheilten Eies, eben erst begonnen haben kann (s. auch S. 834). Ihr Mechanismus muss in jedem Specialfalle je nach der mehr oder weniger differen-

zirten Ausgangsbeschaffenheit sowie nach der verschiedenen relativen Grösse und Lage des fehlenden Theiles [oder nach der Ausdehnung ev. Art der sonst stattgehabten „Störung" (S. 834)] ein äusserlich und mehr noch innerlich verschiedener sein. Die regulatorische Entwickelung hat also atypische Ausgänge, von denen aus sie aber gleichwohl zu typischem[1]) Ende führt. In Folge dieser verschiedenen Ausgänge kann trotz des typischen Endproductes der Verlauf kein ganz typischer sein; sondern in jedem besonderen Falle müssen seiner Besonderheit angepasste [**305**] Regulationsmechanismen sich bethätigen (s. Nr. 31, S. 281). Diese Anpassung kann nach meiner Vorstellung nur durch, zur Zeit noch unbekannte, Correlationen vermittelt werden, sei es nun, dass dieselben ausschliesslich oder vorwiegend beim Beginne der Re- und Postgenerarion, bei der ersten Activirung von Idioplassonten oder auch noch in späteren Phasen der Bildung sich bethätigen.

Da die entsprechenden beiden Vermehrungsarten nicht blos bei den Metazoen, sondern auch bei den *Protozoen* vorkommen, so ist das Gleiche wohl auch bezüglich der Entwickelungsarten dieser letzteren der Fall. Die typische Entwickelung, welche nach der Theilung der vorher vereinfachten, sogenannten ruhenden Zelle einsetzt, geht dann aus von den durch diese Theilung gebildeten einfach erscheinenden Sporen, Schwärmsprösslingen oder sonstigen Theilsprösslingen der Sporozoen, Radiolarien, Flagellaten und holotrichen Ciliaten. Die regenerative Entwickelung geht aus von der, neben der vorigen vorkommenden (Flagellaten, Ciliaten) oder besonderen Abtheilungen (Rhizopoden, Heliozoen) fast allein dienenden Vermehrungsweise der Selbsttheilung des differenzirten Individuums. Hierbei ist gewöhnlich der Anfang ein typischer, wie auch bei der Selbsttheilung der Metazoen, indem die Theilung eine Halbirung darstellt oder eine typische Ungleichheit setzt, und bei mancher Ordnung stets in Quer- bei anderer in Längsrichtung erfolgt. Aber das Experiment an den bezüglichen Meta- und Protozoen ergiebt bekanntlich, dass auch nach jeder

[[1]) Es ist aber wichtig, dass dieses typische Ende oft doch nicht ganz erreicht wird, sondern dass Fehler, Störungen vorkommen, und dass lebendes Material dabei eliminirt wird, auf welch' letzteres Geschehen besonders M. Nussbaum aufmerksam gemacht hat.]

beliebigen anderen, bei den Protozoen den Zellleib und Zellkern gemeinsam treffenden Theilung vollkommene Regeneration beider Stücke stattfindet; so dass der typische Ausgangspunct bei der Selbsttheilung blos ein Specialfall aus der unendlichen Reihe der Möglichkeiten ist[1]).

Die der Theilung des differenzirten Individuums folgende regenerative Entwickelung knüpft somit an das Lebende in seinem fertigen Zustande an und könnte insofern primärer scheinen, als die typische Entwickelung, welcher wenigstens bei [**306**] Protisten erst die Rückbildung des differenzirten Individuums zu einem äusserlich einfacheren Zustande vorausgeht. Bei den Metazoen haben wir aber nach Weismann u. A. das Fortpflanzungsmaterial nicht mehr als von den differenzirten somatischen Zellen produzirtes Material, sondern als in seinen wesentlichen Theilen von vornherein vom befruchteten Eie reservirtes, auf dem Wege vollkommener Assimilation (s. Bd. I, S. 452) gebildetes und vermehrtes, undifferenzirt gebliebenes Material zu betrachten. Des Weiteren ist die „typische" Entwickelung als Fortbildung von einem stets typischen Anfangsganzen auf typischem Wege zu einem typischen Endganzen für uns leichter verständlich und erscheint uns daher auch selber leichter zu sein.

Da wir Menschen zu den höheren Organismen gehören, bei welchen die „typische" Entwickelung die „normale", die regulatorische s. „regenerative" und postgenerative aber die „abnorme" ist, und da die letztere nach den bekannten Erfahrungen über unsere Regeneration und nach den Befunden an der hochentwickelten Halbbildung des Kalbes (Hemitherium anterius, Roux) und den Acephalis und Acormis des Menschen, selbst wenn sie schon während der ersten Furchungen einsetzt, nur in sehr beschränktem Maasse Ersatz zu liefern vermag, so gewinnt die weitere Verfolgung der Unterscheidung der beiden Entwickelungsarten des Individuums ein mehr actuelles Interesse; [ganz abgesehen davon, dass die

1) Aber auch für die Protisten ist erst noch wie für die Metazoen zu ermitteln, ob nicht durch, sei es grössere oder nur geringe, Abstossungen von Material nach künstlichen Defecten doch ein irgendwie typisch begrenztes Stück geschaffen wird, von dem aus dann die Regeneration vor sich geht, obschon andererseits bei der Regeneration der Extremitäten der Amphibien eine solche Abstossung jedenfalls nur sehr gering sein könnte.

causale Forschung an sich uns nöthigt, möglichst zu analysiren, und auch, wenn beiden Entwickelungsarten Vieles gemeinsam ist, doch dieses Gemeinsame ebenso wie das Unterscheidende genau zu ermitteln und selbst, wenn die typische Entwickelung in Folge der nie ganz ausbleibenden Störungen nie ganz rein für sich vorkommt, doch ihr Wesen und ihre Ursachen festzustellen (s. Nr. 31, S. 279)].

Welcher von beiden „extremen" Entwickelungsarten nun die bei der *Vermehrung durch Knospung* vorkommende Entwickelung am nächsten steht, ist wohl allgemein nicht zu sagen, da die Arten der Knospung selber erhebliche Verschiedenheiten darbieten. Soweit die Knospe in ihrer anfänglichen Differenzirung eine niederere Entwickelungsstufe einnimmt, als das Mutterthier, muss sie sich entwickeln; soweit sie schon entwickelt ist und bei der Ablösung noch einen „Defect" des Entwickelten besitzt, muss sie sich postgeneriren.

Nach dieser Erörterung der neuen Thatsachen und nach der Begründung meiner Auffassung von ihrer Bedeutung wollen wir zur Beurtheilung derjenigen theoretischen Ausführ- [**307**] ungen O. Hertwig's übergehen, welche sich gleichfalls um die Alternative: differenzirende Wechselwirkung oder Mosaikarbeit von Theilen des Eies oder Embryos bei der Ontogenese drehen.

Hertwig verwirft in seinem Vortrage über „ältere und neuere Entwickelungstheorien" nach dem Uebergang zu den neueren Ansichten zunächst His' Princip der organbildenden Keimbezirke. His (22) führt die Gestaltungen der Ontogenese auf ungleiches Wachsthum zurück und nimmt an, „dass die Keimscheibe des Hühnchens die Anlagen der Organe in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält" und dass innerhalb eines jeden dieser Bezirke den Theilen eine Wachsthumserregung innewohnt, die sie bei ihrer Ablösung vom Gesammtkeime als Mitgift mit sich nehmen. Und er fügt hinzu: „Wenn wir consequent sein wollen, haben wir diese Bestimmung (scil. des Ortes der Organanlagen) auch auf das eben befruchtete und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen".

Gegen dies Princip der organbildenden Keimbezirke führt O. Hertwig die von Pflüger (23) so genannte „Isotropie des Eies", das soll heissen, die gleichwerthige Beschaffenheit der „Dottertheile" des Eies an, welche in gewissem Grade aus Pflüger's, Born's und meinen Versuchen zu folgern ist.

O. Hertwig hält sich jedoch rein an Pflüger und stellt daher den beweisenden Sachverhalt nicht richtig dar. Pflüger setzte Froscheier vor der Befruchtung, entgegen der normalen Eieinstellung, mit dem weissen Pol nach oben auf und liess durch beschränkten Wasserzusatz die Gallerthülle nur so wenig quellen, dass sich die (am Glas angeklebte, also aussen fixirte) Gallerthülle dauernd fest auf die Eioberfläche presste und so eine Drehung verhinderte; gleichwohl erhielten oft nach der Befruchtung die beiden ersten Furchungen die normale senkrechte, die dritte die normale wagrechte Richtung, und das Medullarrohr wurde in derselben Stellung zur Schwerkraft wie unter normalen Verhältnissen, hier aber auf der der normalen Anlagestelle am Ei entgegengesetzten, statt auf der weissen auf der schwarzen [**308**] Seite des Eies gebildet; und Pflüger folgert daraus, ausser der Isotropie des Dotters, dass nicht die Lage des schwarzen und weissen Dotters, sondern die Schwerkraft die Lage des Medullarrohres bestimme, indem diese Kraft eine „meridional polarisirende Wirkung" auf die obersten Dottertheile ausübe.

Nachdem ich die Arbeit Pflüger's gelesen hatte, habe ich sogleich ausgesprochen und es später an geeigneter Stelle drucken lassen (s. S. 262 u. 343), dass Pflüger bei diesem Versuche nicht das Ei, das heisst den Eiinhalt, sondern blos die „Eirinde" fixirt habe, und dass der halbflüssige Eiinhalt sich umgeordnet habe, indem der, wie ich experimentell festgestellt hatte, specifisch schwerere Nahrungsdotter (S. 261) sich senkte, der leichtere Bildungsdotter aufstieg.

Es war also aus dem Versuche Pflüger's zunächst blos zu folgern, „dass die Anlage der Organe unabhängig von der weissen oder schwarzen Eirinde ist" [oder sein kann.]

Born (16) hat unabhängig von mir diese Umlagerungen durch directe Beobachtung an microtomirten Eiern nachgewiesen und

gezeigt, dass auch der Zellkern mit dem ihn umgebenden Bildungsdotter aufsteigt. Die beiden Hauptmassen des Dotters und des Kerns nehmen also wieder die normale Anordnung ein, bevor die Furchung beginnt. Statt der „Eiaxe" der Autoren, der bedeutungslosen Verbindungslinie der Mittelpuncte der schwarzen und weissen Eirinde, hat somit die **actuelle Eiaxe** nach meiner Definition, die Verbindungslinie des Massenmittelpunctes des Nahrungs- und des Bildungsdotters, wieder fast ganz die normale Stellung erlangt.

Pflüger's Schlussfolgerung war also nicht berechtigt. Gleichwohl war sie bezüglich der Isotropie nicht ganz unrichtig; denn Born zeigte, dass, wenn auch die Hauptmassen wieder die normale Lagerung annehmen und die Einstellung der Kernspindel bestimmen, doch im Einzelnen noch mannigfache abnorme Vermengungen von [**309**] schwarzem und von grob- und feinkörnigem farblosem Dotter zur Zeit der dritten Furchung bestehen, so dass also viele spätere Furchungszellen eine abnormale Mischung dieser drei Dottersubstanzen enthalten, während gleichwohl die Entwickelung normale Endproducte liefert.

In gleicher Weise war ein gewisses Maass von Isotropie des Dotters aus Versuchen von mir (Nr. 18) zu erschliessen, in denen ich das befruchtete Ei vor und nach der ersten Furchung mit der kalten Nadel ausstach, wobei ein grosser Theil des Eiinhaltes, bis etwa $^1/_5$ desselben ausfloss und gleichwohl sehr oft (jedenfalls, wenn der Kern unverletzt blieb), normale Entwickelung folgte. Hier hatte also erstens ein grosser Defect verschiedener Dottersubstanzen stattgefunden, und zweitens mussten die zurückgebliebenen Theile abnorm gemischt sein; gleichwohl war keine Alteration der Entwickelung als Folge dieser Aenderungen zu erkennen.

Daraus folgt mit Sicherheit, dass beim Froschei die Theile des Dotters bestimmten Organen des Embryo nicht der Art entsprechen, dass mit dem Verlust dieser Dottertheile auch bestimmte spätere Organe fehlen, und dass mit der abnormen Anordnung derselben auch spätere Organe entsprechend abnorm gelagert würden.

Ein gewisses hohes Maass von Isotropie des Ei-

dotters ist also erwiesen und damit die Zurückverfolgung des Principes der organbildenden Keimbezirke auf das „ungetheilte“ Ei in dem Sinne, dass jeder Theil des Dotters bestimmte Wachsthumsgrösse besitze und einem bestimmten Organ entspreche, als nicht zutreffend erkannt. (Um gerecht zu urtheilen, müssen wir uns aber erinnern, dass His den bezüglichen Ausspruch bereits im Jahre 1874 gethan hat, also zu einer Zeit, wo die fundamentalen Untersuchungen, die uns von der überwiegenden gestaltenden Bedeutung des Kernes über die des Protoplasmas belehrt haben, noch nicht vorlagen.)

Immerhin aber wäre es möglich, bei der normalen Entwickelung, die ein typisch festgeordnetes System von Vor- **[310]** gängen darstellt, die einzelnen Organe auf bestimmte Dottertheile des noch ungetheilten, aber schon befruchteten Eies (s. Nr. 21) zu projiciren; es hätte aber, wie ich früher (S. 20) dargethan habe, das Ergebniss dieser grossen Mühe keinen besonderen Werth.

Aber für das getheilte Ei, für die Keimscheibe resp. für die Morula und Blastula hätte diese Projicirung einen grösseren Werth, selbst in dem Falle, dass die den einzelnen Organen entsprechenden Bezirke nicht auch die wesentlichen besonderen Kräfte zu ihrer Differenzirung enthalten; es wäre damit, wenn auch keinem causalen, so doch einem topographischen Interesse gedient. Wir haben aber gesehen, dass das durch die Furchung geschiedene Material jeder der ersten und daher wohl auch noch, wenn auch vielleicht in beschränkterem Maasse, späterer Furchungszellen selbstdifferenzirungsfähig ist; sodass also durch dies Princip nicht blos feste, d. h. bei der normalen Entwickelung unveränderliche topographische Beziehungen, sondern auch directe causale Beziehungen bezeichnet werden.

Das Princip der organbildenden Keimbezirke beginnt somit erst mit der Furchung eine „feste“ Bedeutung zu erhalten; dieselbe ist nicht blos eine topographische, sondern auch eine causale; und sie wird mit dem Fortschreiten der Furchung eine immer speciellere, denn mit der Furchung werden verschiedenwerthige, der „typischen“ Ent-

wickelung dienende Idioplassonten mehr und mehr von einander geschieden und in typischer Anordnung localisirt.

O. Hertwig jedoch folgert allgemein die Unrichtigkeit des Principes der organbildenden Keimbezirke, auch für das getheilte Ei.

Die Isotropie des Dotters ist aber trotz der Ergebnisse obiger Experimente keine vollkommene. Ein Mal ist von einigen Autoren angegeben worden, dass sie in noch unbefruchteten Eiern bestimmter Thiere gefärbte Körner gesehen haben, die später eine typische Lagerung in dem Embryo erhielten (s. S. 98), indem sie immer in demselben Organ, der Leber oder [**311**] dem Auge sich wiederfanden. Daraus ist aber noch nicht zu folgern, dass diese Theile den Ort der Anlage oder gar die Anlage des betreffenden Organes bestimmen; sondern es kann auch blos sein, dass sie bei normalem Ablaufe der Entwickelung stets dahin geführt werden. Ein Anderes wäre es, wenn bei Störung der normalen Anordnung des Dotters des ungefurchten Eies dann auch das bezügliche Organ eine entsprechend anormale Lagerung erhielte. Doch das müsste erst bewiesen werden, ehe wir damit zu rechnen haben.

Weiterhin aber steht bei den telolecithalen Froscheiern das Lageverhältniss des Nahrungs- und Bildungsdotters mit der Lage der Hauptrichtungen des Embryo im Eie in einem „festen causalen“ Zusammenhang.

Erstens kommt allgemein bei den telolecithalen Eiern der Nahrungsdotter stets dem Entoblast anzuliegen, sodass mit der Lagerung dieses Dotters eine Richtung vom Ento- zum Ectoblast, beim Frosch die dorsiventrale Richtung des Embryo schon am unbefruchteten Ei bestimmt ist (s. Nr. 23). Zweitens habe ich für Rana esculenta (s. Nr. 16) festgestellt erstens, dass das Ei nach der Befruchtung sich derart schief einstellt, dass auf einer Seite die weisse Hemisphäre etwas höher steht, ferner, dass die Medianebene des Embryo diese Ungleichheit der Einstellung symmetrisch theilt, sodass also die Richtung der Medianebene mit dieser Dottereinstellnng schon bestimmt wird; und schliesslich, dass die Seite der höher stehenden weissen Hemisphäre stets zur cephalen Seitedes Embryo wird, womit nor-

maler Weise alle Hauptrichtungen des Embryo im Ei fest bestimmt sind. Pflüger hat darauf entsprechendes für Zwangslage beobachtet, woraus unter Berücksichtigung der Untersuchung Born's zu schliessen ist, dass das geringe Maass von nicht durch die innere Umordnung ausgeglichener Dotteranordnung diese Entscheidung über kopf- und schwanzwärts bedingen kann; während normaler Weise diese Einstellung und Bestimmung des Kopfschwanzwärts durch die Befruchtung bedingt wird, in-
[**312**] dem, wie ich zeigte (Nr. 21), auch bei beliebig localisirter Befruchtung die schwarze Hemisphäre sich auf der Eintrittsseite des Samenkörpers senkt, und an der gegenüber liegenden Seite die weisse Hemisphäre weiter nach oben sich ausdehnt.

Ich habe dann dargethan (S. 327, 335, 404 u. f.), dass bei Zwangslage die Anordnung des Nahrungs- und Bildungsdotters die Einstellung der ersten Kern-Theilungsspindel des Furchungskernes beeinflusst, und habe auf Grund des weiteren Verhaltens erschlossen, dass damit zugleich auch auf die Qualität der ersten Kerntheilung eine Einwirkung stattfindet derart, dass bei Einstellung dieser Kernspindel in der Symmetrieebene der Dottermasse die ihrer Qualität nach normaler Weise als zweite auftretende Furchung unter diesen Umständen als erste stattfindet.

Wenn also das Dottermaterial auch nicht derart verschieden ist, dass es den einzelnen Organen des Embryo entspricht, so: *vermag doch* bei den telolecithalen Froscheiern eine *passiv hervorgebrachte Anordnung der beiderlei Dottermassen, des Bildungs- und des Nahrungsdotters, alle „Hauptrichtungen des Embryo“ im Ei zu bestimmen.*

Nach der Verwerfung von His' Princip der organbildenden Keimbezirke wendet sich Hertwig zur Besprechung meiner Versuche.

Er bezweifelt unter Nennung blos meines Namens als Autoren zunächst die Angabe, dass ursächliche Beziehungen zwischen den drei ersten Theilungsebenen des Eies und den Hauptrichtungen resp. den einzelnen Körperregionen des entwickelten Organismus bestehen, dass die erste Theilungsebene bei manchen Thieren die Medianebene darstellt (Nr. 16), und dass dies bei anderen durch die zweite Furchungsebene (Nr. 20 und 21) geschieht.

Bezügliche Thatsachen sind nicht allein von mir, sondern noch von vielen anderen Autoren festgestellt. So haben ausser [**313**] mir selbstständig NEWPORT sowie PFLÜGER für den Frosch[1]) erwiesen, dass die erste Furche normaler Weise schon die Medianebene des Embryo darstellt; ebenso konnten SEELIGER sowie VAN BENEDEN und JULIN bestimmen, dass auch bei Ascidien die erste Furche der Medianebene des Embryo entspricht, und dass die dritte Furche das Ecto- und Entodermmaterial von einander scheidet; welch' letzteres von M. v. DAVIDOFF für das von ihm untersuchte Object, Distaplia, bestätigt wird. Für die Achordaten liegt gleichfalls eine grosse Anzahl entsprechender Beobachtungen vor (17), welche die festen Beziehungen zwischen den Hauptrichtungen des Embryo und den ersten Furchungsebenen darthun:

Bei den Cölenteraten stellt die Durchschnittslinie der beiden ersten Furchungsebenen des Eies zugleich die Hauptaxe des Thieres, die Verbindungslinie des oralen und aboralen Poles dar; und die dritte, dazu rechtwinkelig stehende Furche scheidet Ectodermmaterial von Entodermmaterial. Bei den Ctenophoren entsprechen ausserdem die beiden ersten Furchungsebenen den beiden gekreuzten Symmetrieebenen des Embryo.

Bei den Polycladen entstehen durch die beiden ersten Furchen zwei kleine, dem aboralen und zwei grosse, dem oralen Pole entsprechende Zellen; und von den beiden letzteren entspricht die grössere dem Hinterende, die kleinere dem Vorderende des Thieres. Bei den Orthonectiden und Dicyemiden ist gleichfalls vorn und hinten gleich anfangs zu unterscheiden.

Bei den Nematoden scheidet die erste Furche den Ectodermtheil des Eies vom Meso- und Entodermtheil; und bei Rhabditis [**314**] nigrovenosa ist nach GÖTTE zu dieser Zeit auch schon die ventrale und dorsale Seite sowie das Vorder- und Hinterende des Embryo charakterisirt.

[1]) Das abweichende Resultat von Frl. CORNELIA CLAPP an Eiern von Batrachus Tau, in welchem von 33 Fällen die erste Furche nur drei Mal mit der Medianebene zusammenfiel, hat schon BORN (in Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von MERKEL u. BONNET, I. Bd., S. 602) auf die bei dem Versuche an diesen Eiern vorhandenen Fehlerquellen zurückgeführt; und es bedarf nur geringer Versuchsfehler, um beim Frochei fast ebenso unrichtige Zahlen zu erhalten (siehe auch Nr. 31, S. 269 Anm.).

Bei den Rotatorien sind nach der zweiten Furchung schon alle drei Richtungen des Embryo als bestimmt erkennbar; und die grösste der vier Zellen liefert das Ento- und Mesoderm.

Bei den Polychäten liefern die nach der dritten Furchung vorhandenen oberen, kleineren Zellen das Ectoderm, die unteren, grösseren das Entoderm. Bei den Oligochäten sind nach der dritten Furchung schon alle Hauptrichtungen des Embryo kenntlich. Die Eier der Hirudineen haben eine Axe mit kenntlichem animalen Pol, und schon nach der ersten Furchung sind alle Hauptrichtungen normirt.

Bei Balanus (Crustaceen) entsteht an dem länglichen Ei zuerst eine Furche, welche eine vordere, protoplasmatische, den Ectoblast liefernde Zelle, von der hinteren, Dotterkörner haltigen, dem Entoblast entsprechenden Zelle scheidet. Bei Cirrhipeden (Policipes) entspricht nach Nussbaum das Kopfende des Nauplius dem stumpfen Eipole, das Schwanzende dem spitzen oder Befruchtungspole.

(Das Insectenei dagegen lässt schon vor der Befruchtung an seiner Gestalt drei Hauptrichtungen erkennen, welche der dorsalen und ventralen Seite sowie dem Kopfende und Hinterende und den lateralen Seiten entsprechen; so dass alle Hauptebenen des Embryo schon vor der Befruchtung bestimmt sind) [siehe aber S. 118, 299 und 414, 8].

Ich glaube, das angeführte Material dürfte genügen, um unzweifelhaft darzuthun, dass trotz der Zweifel O. Hertwig's solche feste Beziehungen zwischen den Hauptrichtungen des Embryo und den ersten Furchungsebenen des Eies und damit auch zwischen entsprechenden Abschnitten des Embryo und den Furchungszellen bestehen; ebenso wie bei manchen Eiern solche festen Beziehungen schon zwischen besonders charakterisirten Richtungen des unbefruchteten Eies und den Hauptrichtungen [**315**] des Embryo vorhanden sind.

Es ist selbstverständlich, dass diese „festen" Beziehungen nicht zufällige, sondern causale sind. Durch die obenstehend mitgetheilten Experimente mit localisirter Befruchtung, Zwangslage und Zerstörung erster Furchungszellen sind diese ursächlichen Beziehungen als ganz directe dargethan.

Hertwig bezweifelt weiterhin die von mir erwiesene und auch

aus den Versuchen RAUBER's abzuleitende Thatsache, dass beim Frosche häufig eine zeitliche Verwechselung der beiden ersten Furchen vorkommt. Man kann nämlich, wie ich gezeigt habe (Nr. 20 u. 21), experimentell hervorrufen, dass die als erste auftretende Furche quer zu derjenigen Ebene steht, welche die aus schwarzer und einem Saum weisser Hemisphäre zusammengesetzte obere Ansicht des Eies symmetrisch theilt, und dass sie dabei kopf- und schwanzwärts des Embryo von einander scheidet: beides die Merkmale der normalen zweiten Furchung. Die darauf folgende Furchung steht dann in Richtung der genannten Symmetrieebene und stellt die Medianebene des Embryo dar: beides die Charaktere der normalen ersten Furchung des Froscheies; so dass wohl hier an einen Irrthum nicht zu denken ist. GÖTTE (18) hat ferner beobachtet, dass von nahe verwandten Gattungen der Würmer die erste Furche bei den einen die Medianebene darstellt, bei andern aber rechtwinkelig zur Medianebene steht, also der zweiten Furche ersterer Thiere entspricht.

Gegen den unzweifelhaft von mir festgestellten Anachronismus der beiden ersten Furchen beim Froschei wendet sich HERTWIG wieder nicht mit Thatsachen, sondern mit einer Frage:

„Sollte die Natur, wo es sich um fundamentale Geschehnisse handelt, sich solche Anachronismen erlauben[1])? Oder [**316**] haben wir nicht in diesen Anachronismen einen Beweis für die Unhaltbarkeit des von ROUX aufgestellten Gesetzes zu erblicken? Lehren sie uns nicht vielmehr, dass zwischen den ersten Furchungszellen und den späteren Körperabschnitten des Embryo die ursächlichen Beziehungen eben nicht bestehen, die von ROUX angenommen und als „Sonderungen des Bildungsmateriales mit den differenzirenden und gestaltenden Kräften“ bezeichnet werden?“

Darauf äussert HERTWIG auf's Neue Zweifel bezüglich der von mir aus einem halben Froschei nach Abtödtung der zweiten Furchungs-

1) Bei diesen Anschauungen O. HERTWIG's ist es wohl nicht überflüssig, daran zu erinnern, dass bei dem fundamentalen Geschehniss der Furchung noch grössere Variationen als ein blosser Anachronismus zweier Furchungen vorkommen; so finden sich bei verschiedenen Species der Gattung Gammarus verschiedene Furchungstypen, und bei den Cladoceren weisen sogar das Sommer- und das Winterei desselben Thieres verschiedene Furchungstypen auf.

zelle erhaltenen Halbbildungen. In seiner Arbeit: „Urmund und Spina bifida“ hatte er die Annahme gemacht, ich hätte gar keine Halbbildungen sondern Ganzbildungen mit einer normal und einer anormal entwickelten Hälfte hervorgebracht. Diesen Einwand habe ich dadurch widerlegt, dass ich auf dem Anatomen-Congress zu Wien im Microscop eingestellte Querschnitte bezüglicher Objecte während meines Vortrages circuliren liess, an welchen zu ersehen war, dass die zweite Hälfte unentwickelt, ja bei manchen Objecten blasig zersetzt war. Vermuthlich in Folge des Berichtes von Theilnehmern am Congresse macht HERTWIG jetzt einen anderen Einwand. Er führt nämlich die Verschiedenheit meiner und DRIESCH's Resultate jetzt auf den Umstand zurück, dass in meinen Versuchen die die Operation überlebende Hälfte nicht wirklich isolirt war. „Denn neben ihr ist in der Eihülle, die durch das Anstechen mit heisser Nadel geschädigte Eihälfte zurück geblieben, eine Dottermasse, welche sich weiter verändert mit der gesunden Zellenhälfte in Berührung bleibt und zur Ursache wird, dass diese sich in mehr oder weniger monströser Weise fortentwickelt.“

Dem muss ich entgegenhalten, dass die unversehrte Hälfte sich oft zu einem so normalen halben Embryo entwickelt hat, dass von monströser Entwickelung keine Rede sein kann. Und selbst, wenn solche normale Entwickelung auch nur in einem einzigen Fall vorgekommen wäre, so würde dieser Fall allein schon die „Möglichkeit“ [**317**] der Selbstentwickelung der einen Furchungskugel zu einem halben Embryo dargethan haben. Wie stellt es HERTWIG sich aber vor, dass eine ihrer Entwickelungsfähigkeit gänzlich beraubte unentwickelte, oft blasig zersetzte Eihälfte die andere befähigen soll, sich zu einem halben Embryo, ja sei es auch nur zu einer etwas missgebildeten Embryohälfte zu entwickeln? In den Versuchen CHUN's (8) aber waren beide Eihälften von einander getrennt und lieferten gleichwohl sogar geschlechtsreife Halbbildungen. HERTWIG fragt dagegen: „Was müssten es für wunderbare Processe sein, wenn sich eine wirkliche halbe Blastula, eine wirkliche halbe Gastrula und eine wirkliche Halblarve bilden sollte?“

Zunächst scheint berücksichtigungswerth, dass diese Halbbildungen sich wirklich gebildet haben. Und „wunderbar“ er-

scheint mir das nicht; selbst nicht, wenn, wie es beim Seeigelei und den Ascidien in der That der Fall war, nach Entfernung der getödteten Eihälfte die andere Furchungszelle sich fast zur Kugel abrundete; denn das geschah bei diesen Thieren zu einer Zeit, in der die Postgenerationsmechanismen noch nicht in Thätigkeit versetzt waren, so lange also die Mechanismen der typischen Entwickelung allein arbeiteten. Da konnte sich nach meiner Auffassung dies Geschehen fast ganz wie normal vollziehen. Beim Seeigel sind die zwei ersten (NB. soliden, nicht ausgehöhlten) Furchungskugeln schon normaler Weise stark abgerundet und jede bildet gleichwohl unter „*Umordnung*“ des Materiales der Furchungszellen eine halbe Morula, in Form einer halben Hohlkugel[1]) (s. Nr. 28, S. 614). Hat sich nun eine isolirte erste Furchungszelle ganz gerundet, so sind entweder diese Ordnungsmechanismen ein wenig mehr thätig, oder wenn sie es nicht sind, so erhalten wir eine Semimorula, welche ein klein wenig von der normalen [**318**] halben Hohlkugelform abweicht; eine Differenz, die so gering sein wird, dass wir sie bei der Weichheit des Materiales kaum sicher feststellen könnten.

Nachdem Hertwig so diese von mir und anderen ermittelten, zu seiner Theorie nicht passenden sicheren Thatsachen auf dialectische Weise beseitigt zu haben glaubt, spricht er sich ganz im Sinne der oben mitgetheilten und widerlegten Auffassung Driesch's von der Gleichheit der Furchungszellen aus.

Schliesslich hat Hertwig auch selber ein Experiment, am Tritonei, gemacht und gefunden: „man „könnte“ aus demselben höchstens schliessen: Bei den Tritoneiern wird durch die erste Theilungsebene das Bildungsmaterial für die Kopf- und für die hintere Rumpfhälfte gesondert. Bei Tritonen und Fröschen würden sich danach aus den beiden ersten Furchungskugeln ganz verschiedene Körpergegenden entwickeln, bei den Tritonen die vordere und die hintere, bei den Fröschen die linke und rechte.“

Dieser scheinbar tiefgreifende Unterschied verliert sich sofort, wenn wir den Zustand beider Eier nach der zweiten Furchung betrachten;

1) Dieser fast allgemeine Vorgang der Selbstumordnung der Furchungszellen findet bei Turbellarien (Polycladen und Tricladen) in besonders hohem Grade statt.

dann hat jedes dieser Eier vier Zellen, welche in gleicher Weise den vier Vierteln des Embryo entsprechen.

Der gänzliche Wegfall dieses angeblichen Gegensatzes beruht einfach darauf, dass ein solcher Gegensatz gar nicht besteht; sondern dass blos eine zeitliche Vertauschung der beiden ersten Furchungen vorliegt. HERTWIG's einzige bezügliche Beobachtung fügt sich somit vollkommen in die von mir ausgesprochene Auffassung.

HERTWIG fährt jedoch fort: „Ein derartiges Endergebniss, meine Herren, ist wohl ein deutlicher Beweis, dass wir auch in dieser neueren Phase der Präformationstheorie auf einen Abweg gerathen sind."

Im Anschluss an die letzte Besprechung meiner Arbeiten folgt dann das Endurtheil:

[**319**] „Der Fehler, in welchen schon so viele Forscher bei ihren Speculationen über das Wesen der Entwickelung verfallen sind, besteht darin, dass sie Merkmale des ausgebildeten Organismus auf die ungetheilte Eizelle einfach zurück zu projiciren suchen und so die Dotterkugel mit einem System kleinster Theilchen bevölkern, die gröberen Theilen des Organismus qualitativ und auch in räumlicher Anordnung entsprechen sollen."

Dass diese Aeusserung auf mich Bezug haben soll, hat für mich und wohl auch für jeden, der meine Arbeiten kennt, etwas Ueberraschendes.

O. HERTWIG fährt fort:

„Bei diesem Verfahren wird übersehen, dass das Ei ein Organismus ist, der sich durch Theilung in zahlreiche, ihm gleichartige Organismen „vermehrt", und dass **erst durch die Wechselwirkungen „aller" dieser zahlreichen Elementarorganismen** auf jeder Stufe der Entwickelung sich der Gesammtorganismus allmählich fortschreitend gestaltet. Die Entwickelung eines Geschöpfes ist daher nimmermehr eine Mosaikarbeit; vielmehr entwickeln sich „alle" einzelnen Theile „stets" in Beziehung zu einander oder die Entwickelung eines Theiles ist stets abhängig von der Entwickelung des Ganzen." (Die gesperrt und fett gesetzten Wörter sind von mir hervorgehoben).

Nach dieser Aeusserung O. HERTWIG's wäre also die Frage, die

ich vor sieben Jahren als Alternative mit im Speciellen unendlich vielen Uebergangsmöglichkeiten formulirt habe (S. 20), und zu deren Lösung ich die Arbeit mindestens von Decennien für nöthig hielt, bereits definitiv entschieden und zwar im extremen Sinne der universellen Wechselwirkung: „dass alle einzelnen Theile des Organismus sich stets in Beziehung zu einander entwickeln, oder dass die Entwickelung eines Theiles stets abhängig von der Entwickelung des Ganzen ist.“

Ergänzend äussert er sich in „Urmund und Spina bifida!“:

„Nur dadurch entwickelt sich normaler Weise die [**320**] linke Furchungszelle zur linken Körperhälfte, dass sie zu einer rechten Furchungszelle in Beziehung gesetzt ist.“

Wie sich diese Auffassungen O. Hertwig's mit der Thatsache der von mir beobachteten Anachronismen in der Entwickelung der Keimblätter, oder gar mit dem Fehlen des unteren Blattes (Anentoblastia) bei wesentlich normaler Anlage der Theile der beiden anderen Blätter (S. 442) und mit der Bildung der halben Embryonen vertragen, kann wohl dem eigenen Urtheil der Leser überlassen bleiben. [Auch der flüchtigste Leser wird erkennen, dass diese Thatsachen mit Hertwig's Auffassung unvereinbar sind; denn wenn so grosse Theile in der Entwickelung zurück bleiben oder gar fehlen können, ohne dass die anderen Theile dadurch in ihrer Entwickelung gestört werden, so folgt mit Sicherheit, dass die Entwickelung dieser letzteren nicht an die Wechselwirkung mit den fehlenden Theilen gebunden ist, dass sie also nicht durch die Wechselwirkung aller Theile des Ganzen sich vollzieht.]

Ferner spricht direct gegen den Vollzug der individuellen Entwickelung durch allgemeines wechselseitiges gestaltendes Zusammenwirken „aller“ Theile zum Ganzen die weitere Thatsache, das bei der Hauptclasse der Doppelbildungen, also bei denjenigen Doppelbildungen, welche dem von mir formulirten Gesetz der „doppelten Symmetrie der Organanlagen“ (S. 333) entsprechen, dass bei diesen das jedem von beiden Individuen in symmetrisch gleicher Weise fehlende Stück

wirklich jedes „beliebige", „eben" abgegrenzte Stück sein kann; und dass bei ihnen fast alle Organe bis zu der Vereinigungsebene in „normaler Gestaltung" vorhanden sind, so, als wenn erst von entwickelten geburtsreifen Zwillingen nachträglich in ebener Trennungsfläche symmetrische Stücke abgeschnitten, und die Kinder mit den Schnittflächen zusammengefügt worden wären. Diese normale Gestaltung defecter Organe bis zu einer beliebigen Abgrenzungsebene, z. B. die einer 8 ähnliche Doppel-Cornea oder Doppel-Linse des dritten gemeinsamen Auges, spricht ebenso sehr für das Vermögen von Selbstdifferenzirung sogar von „Theilen" dieser Organe, wie die gleichzeitige Entwickelung von zwei so ausgedehnt vereinigten Gebilden zu Körpern, von denen jeder in sich selber centrirt ist, das „Fehlen" des Thätigseins allgemeiner, sie zu einem „Ganzen" zusammenfassender Wechselwirkungen direct bekundet.

Die Grundlage dieser ganzen Ansichten HERTWIG's bildet seine von ihm so genannte „Vererbungstheorie" (Nr. 9, S. 476), nach welcher „jedes [**321**] „Theilstück" der Eizelle durch den Kerntheilungsprozess nach Quantität und Qualität „gleich viel" Erbmasse in ihrem (soll heissen: seinem) Kern enthält."

Das Beweismaterial für diese gleichwerthige Vertheilung der Erbmasse auf alle Zellen des Organismus findet sich in seinem jüngst erschienenen Buche „Die Zelle und die Gewebe", Seite 277 zusammengestellt und besteht in Folgendem: erstens darin, dass jeder Organismus zahlreiche Ei- und Samenzellen hervorbringt; zweitens, dass bei vielen Pflanzen und ebenso auch bei vielen niederen Thieren fast jeder kleinste Zellcomplex des Körpers im Stande ist, das Ganze aus sich zu reproduciren. Bezüglich des Unvermögens der höheren Thiere, sich so vollkommen zu regeneriren, sagt er im Anschluss an JOH. MÜLLER „deswegen ist man aber nicht zu der Folgerung gezwungen, dass die Zellen der höheren und niederen Organismen insoferne verschieden wären, als die letzteren alle Eigenschaften derart im latenten Zustand, also die Gesammtheit der Erbmasse, die ersteren dagegen nur noch Theile von ihr enthielten. Denn ebenso nahe liegt der

Schluss, dass bei den höheren Thieren das Unvermögen der meisten Zellen, latente Eigenschaften zu entfalten, an den äusseren Bedingungen liegt, z. B. an der zu grossen Differenzirung des Zellkörpers, in welche die Erbmasse eingeschlossen ist und an anderen derartigen Verhältnissen."

Dagegen ist zunächst zu erwähnen, dass auch bei den niederen Thieren, z. B. bei Hydra nicht „fast jeder kleinste Zellencomplex" des Körpers im Stande ist, das Ganze aus sich zu reproduciren; sondern dass dazu nach Nussbaum alle drei Zellschichten, also die Derivate beider Keimblätter nöthig sind; dass dagegen grössere Zellencomplexe blos der äusseren oder inneren Schicht dies Vermögen nicht besitzen. Doch das ist ein für das gegenwärtig behandelte Problem unwesentlicher Punct.

Das Wesentliche liegt darin, dass O. Hertwig folgert, weil in den Geschlechtszellen vollkommenes Material zur Ver- [**322**] mehrung der Individuen und in allen oder vielen somatischen Zellen vollkommenes Material zur Regeneration sich finde, sei überhaupt in allen somatischen Zellen vollkommen das gleiche Idioplasson, so dass auch die normale typische Entwickelung des Individuums aus dem Ei von diesem in allen Zellen gleichen Kernmateriale abgeleitet werden müsste. Sachliche Gründe für diesen Schluss werden wieder nicht beigebracht. Ich halte denselben weder logisch noch sachlich für berechtigt.

Ich halte vielmehr dafür, dass die oben erörterten Thatsachen der Halbbildungen etc. uns zu der Annahme nöthigen, dass durch die Befruchtung Idioplasson activirt wird, welches bei den Furchungen qualitativ „ungleich" sich theilt; das ist das Material, welches die typische Entwickelung des Individuums bedingt; während gleichzeitig bei den ersten, eventuell auch bei späteren Eitheilungen Vollkeimplasson qualitativ halbirt wird, welches der eventuellen Post- und Regeneration dient.

Das Idioplasson zur Bildung der männlichen resp. weiblichen Geschlechtszellen dagegen wird, so weit es nicht der „Entwickelung" dieser Zellen als solcher, das heisst ihres männlichen oder weiblichen Charakters, sondern der späteren Ent-

wickelung des neuen Individuums dient, von kleinsten Variationen abgesehen, meiner Meinung nach vom befruchteten Ei an bis zur Bildung der Richtungskörperchen immer qualitativ halbirt.

Als das „Hauptdepot" dieser beiderlei idioplastischen Materialien (s. S. 874), in welchem aber auch „gearbeitet" wird, betrachte ich den Zellkern; und das idioplastische Material desselben vermuthe ich vorzugsweise in der bei der mitotischen Theilung der Längsspaltung und danach der Vertheilung auf die beiden neuen Centra unterliegenden Substanz.

Der Mechanismus der indirecten s. mitotischen Kerntheilung vermag nun sowohl der von mir so genannten qualitativen Halbirung, d. h. der Halbirung der Masse jeder einzelnen Qualität, wie auch jeder in bestimmter Weise qualitativ un- [**323**] gleichen Theilung (s. S. 138 und S. 311) zu dienen; und ich habe daselbst auch schon umgekehrt dargethan, dass jede dieser beiden Theilungsweisen des Mechanismus der indirecten Theilung bedarf.

Wenn O. Hertwig annimmt, dass alle Kerntheilungen nach meiner Terminologie „qualitative Halbirungen" seien, so stützt sich diese Annahme nicht darauf, dass die indirecte Theilung nur diese zu leisten vermöchte. Der Unterschied beider Theilungen liegt blos in der Verschiedenheit der vor und während der Längsspaltung der Kernfäden wirkenden, sondernden Kräfte.

Solche besonderen sondernden Kräfte sind sowohl bei der qualitativen Halbierung wie bei der qualitativ ungleichen Theilung der Kernsubstanz, also in beiden Fällen nöthig. Ich habe zwar dargethan, dass bei genügend grosser Aufreihung der Kernsubstanz in viele lange Fäden und Halbirung dieser Fäden an jedem ideellen Querschnitt derselben, eine geringe Anzahl von Qualitäten, welche in vielfacher Wiederholung in den Fäden vorgekommen, rein durch die Wahrscheinlichkeit des Fehlerausgleiches an so vielen Halbirungsstellen beim Fehlen besonderer sondernder Kräfte auch in der Masse jeder einzelnen Qualität halbirt werden muss. Gleichwohl halte ich doch unter Berücksichtigung der geringen Anzahl von Fäden vieler Eizellen im Verhältniss zu den selbst bei sehr epigenetischer Ent-

wickelung, (d. h. wenn man die Entwickelung des Individuums vorzugsweise als wirkliche Production von Mannigfaltigkeit durch Wechselwirkung einer geringen Zahl verschiedener Theile auf einander auffasst) zur Uebertragung der elterlichen Eigenschaften noch nöthigen Anzahl verschiedener Qualitäten dafür, dass auch schon für eine „qualitative Halbirung" dieses Materiales entsprechende „sondernde" Kräfte thätig sein müssen. Dies auch deshalb, weil es bei genauer Erwägung wenig wahrscheinlich ist, dass in den zu spaltenden Kernfäden des Eies jede Qualität so vielfach enthalten sei, um durch mechanischen Fehlerausgleich halbirt werden zu können.

Ein fernerhin bei der Erwägung des Antheiles der verschiedenen [**324**] Entwickelungsmöglichkeiten zu berücksichtigender Umstand ist das allgemeine Vorkommen der indirekten Kerntheilung an den Stellen, wo es sich um Vermehrung von Zellen handelt, die sich noch in besonderer Weise „idioplastisch" bethätigen sollen.

Diese Thatsache schränkt, wie mir scheint, die möglichen Arten „gestaltender Wechselwirkungen innerhalb der Zelle" und vielleicht auch der Zellen unter einander [also die epigenetische Entwickelung s. S. 5] nicht unerheblich ein. Denn zur typischen Entwickelung durch gestaltende Wechselwirkungen von nur wenigen verschiedenen Theilen auf einander, müssen die jeweilig gestaltend thätigen Theile ein typisches festes System von Richtungen bilden, und dies muss vom Beginne der typischen individuellen Gestaltung an der Fall sein [1]). Bei jeder indirecten Kerntheilung erhält jedoch das Idioplasson eine neue, von seinem Ruhestadium wesentlich verschiedene Anordnung; gestaltende Wirkungen, die sich auf die frühere Anordnung gründeten, müssen daher durch die neue Anordnung gestört resp. unterbrochen werden. Es

[1]) Nach meiner Auffassung beginnt die „individuelle" Gestaltung s. Entwickelung, abgesehen von der individuellen Vorentwickelung (s. S. 280 u. 74), mit oder sofort nach der Befruchtung und wird äusserlich sichtbar mit der ersten Furchung, resp. schon vorher z. B. mit der typischen schiefen Einstellung des Froscheies, mit der Sonderung des Bildungsdotters vom Nahrungsdotter beim Fischei. Nach Driesch und O. Hertwig beginnt die individuelle Entwickelung erst auf dem Stadium der Morula oder Blastula.]

müsste, so weit die bezüglichen gestaltenden Wirkungen von der Anordnung des Ruhestadiums abhängig sind, nach jeder Theilung wieder wesentlich die gleiche Anordnung oder zur Weiterbildung eine typisch von der früheren Anordnung abweichende Anordnung hergestellt werden; und Entsprechendes müsste mit der Anordnung der Substanztheilchen in den Kernfäden bei der Theilung geschehen, soweit während der Theilung typisch gestaltende Wechselwirkungen stattfinden. Daher scheint mir der hohe Wechsel in der „Anordnung“ des Idioplasson darauf hinzuweisen, dass die gestalten-Wechselwirkungen nicht sehr von der gröberen, sichtbaren Anordnung des im Kern enthaltenen Idioplasson abhängig sind; dadurch wird ihr wahrscheinlicher Wirkungsumfang erheblich eingeengt und zugleich angedeutet, dass ihre Wirkungen mehr innerhalb kleinster Theile des Idioplasson sich vollziehen; wodurch wir weiterhin zur Annahme einer grösseren Anzahl verschiedener kleiner Theile, also zur Vergrösserung des Antheiles der Evolution an der individuellen Entwickelung geführt werden.

O. Hertwig lässt, wie wir vernahmen, das idioplastische [**325**] Kernmaterial aller Theilstücke des Eies, also aller Zellen des Individuums vollkommen gleichartig sein; und aus einem Complexe solcher gleichbeschaffener Zellen müssen dann nach ihm, von einem nicht näher bezeichneten Momente an, durch „Wechselwirkungen“ alle die „typischen“ Differenzierungen, welcher jeder Classe, Gattung und Art zukommen, in Gleichem wie der übertragene Theil der den Eltern eigenthümlichen individuellen Eigenschaften entstehen.

Im Anschluss an Nägeli, de Vries u. A. nimmt Hertwig an, „dass im Allgemeinen jede Zelle eines Organismus den ganzen Anlagecomplex von der Eizelle empfängt und ihre besondere Natur nur dadurch bestimmt wird, dass je nach den Bedingungen aus dem Anlagekomplex einzelne Anlagen oder Idioblasten in Wirksamkeit treten, während die anderen latent bleiben“.

In welcher Weise aber können einzelne Idioblasten activ werden, und so die Natur einer Zelle bestimmen? In Bezug darauf giebt

O. Hertwig der Hypothese von de Vries vor der von Nägeli den Vorzug. Jener nimmt eine Beeinflussung des Zellcharakters auf materiellem Wege an. de Vries denkt sich, dass in der Anlagesubstanz, während die meisten Pangene (sive Idioblasten O. Hertwig) inactiv bleiben, einige in Wirksamkeit treten, wachsen und sich vermehren. Dabei wandert ein Theil von ihnen aus dem Kern in das Protoplasma aus, um hier ihr Wachsthum und ihre Vermehrung in einer der Function entsprechenden Weise fortzusetzen. Das Verlassen des Kerns kann aber stets nur derart geschehen, dass alle Arten von Idioblasten vertreten bleiben.

Nehmen wir an, diese Art der Bildung wäre an sich richtig, so genügt es für die Entwickelung eines typischen, den Eltern entsprechenden Organismus jedoch nicht, das „einige" oder „ein Theil" von Idioblasten auswandern; sondern es ist nöthig, dass [**326**] immer am rechten Ort zu rechter Zeit die rechten Idioblasten activirt werden.

Wie und wodurch soll dies nun an einem Haufen oder einer Schichte vollkommen aus „gleichem" Material bestehender Zellen bewirkt werden? Denn nicht blos die Zellkerne sind nach Hertwig einander gleich, sondern auch die Zellleiber sind von vornherein einander wesentlich gleich, da ja nach ihm das Dottermaterial vollkommen isotrop ist. Eine entsprechende typische Ungleichheit der Gestalt der Zellen von Anfang an, von welcher wohl typische grössere Gestaltungen sich ableiten liessen, nimmt er auch nicht an; allerdings sind auch die Ungleichheiten der Gestalt der Zellen der Blastula oder der Keimscheibe so gering, dass nur wenige typische Gestaltungen davon ableitbar wären. Und auch gegen die typische Ausbildung dieser Ungleichheit der Zellgestalt würde sich bei den Grundannahmen der qualitativen Gleichheit des Idioplasson aller Zellen und der ursprünglichen Gleichheit der isotropen Zellleiber, ebenso wie gegen die typische Activirung von Idioblasten die Frage richten: woher und wodurch?

Wodurch kommt das System an „typischer" Gestaltung in die ganze, nach O. Hertwig vollkommen „gleichartige" Zellenmasse?

Die Zell- und Kerntheilung sind, wie ich dargethan habe, an sich dazu geeignete Vorgänge; sie können als bestimmt gerichtete und qualitativ sondernde Vorgänge „typische" Verschiedenheiten und „typische" Ordnung produciren und so nach und nach ein äusserst complicirtes System typisch geordneter verschiedener Theile schaffen; und das wesentliche Urgeschehen künftiger typischer Gestaltung vollzieht sich dabei im Kernmateriale [s. S. 306, 311 u. 451].

Hertwig traut der Kern- und Zelltheilung in Bezug auf Richtung vielleicht deshalb nicht viel zu, weil er für die Furchung die Regel aufgestellt hat (19), dass „die beiden Pole des sich theilenden Kernes sich in der Richtung der grössten Protoplasmamassen einstellen", wodurch allerdings die mit diesem Principe zu [**327**] producirende Mannigfaltigkeit in ein sehr enges Schema gepresst und daher beschränkt wäre.

Diese von Hertwig nicht exact bewiesene und nicht in ihrem Geltungsbereich festgestellte, sondern wohl blos aus den bekannten Gestalten der durch die ersten Furchungen gebildeten Zellen abgeleitete Regel ist indess nach meiner Auffassung auch nur für die ersten, wenig differenzirten Zellen „annähernd" bezeichnend; nach den ersten Theilungen treten andere richtungsbestimmende Momente auf und kommen mit zur Geltung; und später kann man an entwickeltem, hochzelligem, einschichtigem Cylinderepithel oft sehen, dass die Kernspindel nicht in Längsrichtung der Zelle sondern der Querstellung genähert sich einstellt, obgleich zu dieser Möglichkeit der Raum von vorn herein fehlt und erst unter Verdrängung von Nachbarzellen besonders geschaffen werden muss, und trotzdem oft noch erheblich kleiner bleibt als der Raum in der Längsrichtung der Zelle [s. Nr. 31, S. 276].

Es ist also in der Wirklichkeit reichliche Gelegenheit zu den mannigfachsten Anordnungen der bei der Kerntheilung geschiedenen Idioplassonten gegeben.

Da von den von Anfang der Entwickelung an nach Hertwig einander vollkommen gleichen Kernen typische, ungleiche, „gestaltende" Wirkungen zur Bildung des Individuums nicht aus-

gehen können, so widerspricht HERTWIG somit seiner eigenen „Vererbungstheorie", nach welcher alle gestaltenden Eigenschaften durch das Kernmaterial übertragen werden.

Das Gleiche wäre der Fall, wenn HERTWIG sich entschlösse, entgegen seiner Isotropie des Dotters anzunehmen, dass die Zellen von vornherein typisch ungleiche Zellleiber hätten und dass dadurch die typische Verschiedenheit bei der Gleichheit aller Zellkerne bewirkt würde; denn dann würden die primären idioplastischen Eigenschaften, entgegen seiner Vererbungstheorie, statt im Kern im Zellleib liegen.

Nach seinen Prämissen muss O. HERTWIG die Ursachen der typischen Gestaltungen nach aussen von den Zellkernen und [**328**] den Zellleibern, also ganz nach aussen vom Ei legen. Ich habe aber (Nr. 19) durch langsame, in einer verticalen Ebene erfolgende Rotation von Eiern nachgewiesen, dass äussere gestaltende Einwirkungen zur Entwickelung des befruchteten Eies nicht nöthig sind; auch würden diese nicht die den Eltern entsprechenden Gestaltungen bewirken können.

Weiterhin kann HERTWIG sich nicht denken, dass „bei der indirecten Kerntheilung" die richtige qualitative Sonderung des Materiales sich vollzöge. Kann er es sich deutlicher vorstellen, dass sie bei der Einwanderung des richtigen Kernmateriales in den Zellleib vor sich geht? Oder ist dabei keine bestimmte typische qualitative Materialscheidung nöthig? Wie diese nach seiner und meiner Annahme nöthige qualitative Materialscheidung im Speciellen vor sich geht, wissen wir beide nicht.

Nach meiner Annahme aber geht diese typische Sonderung gerade in derjenigen Phase vor sich, in der die gestaltende Kernsubstanz in typische Gebilde von kleinem Dickendurchmesser zerlegt und aufgereiht ist, welche dünnen Gebilde leichter von sondernden Kräften in ganzer Ausdehnung beherrscht werden können als grössere Massen. Das ist die Grundlage der von mir angenommenen und von vielen anderen Autoren gebilligten Bedeutung der indirecten Kerntheilung.

Entschliesst sich O. HERTWIG, um den Hampttheil seiner „Vererbungstheorie" aufrecht zu erhalten, zu der Annahme, dass die typischen

Verschiedenheiten in der Auswanderung von Idioblasten in letzter Instanz doch von besonderen Beschaffenheiten der Zellkerne der verschiedenen Zellen abhängen, so muss er seiner Behauptung der vollkommenen Gleichheit aller Zellkerne widersprechen; bleibt er bei der Gleichheit aller Zellkerne, muss er das Wesentlichste seiner Vererbungstheorie, die Uebertragung der Gestaltung durch das Kernmaterial fallen lassen.

Das ganze Dilemma löst sich, sobald HERTWIG mit mir von Anfang der individuellen Entwickelung an „actives" und „in- [**329**] actives" Idioplasson unterscheidet und ersteres, welches der directen s. typischen Entwickelung des Soma dient, von Anfang an in typischer Weise ungleich, letzteres aber eine Reihe von Zelltheilungen hindurch gleich getheilt werden lässt. Ueber die spätere Gleichheit oder Ungleichheit der Theilung des Regenerations- s. Reserveidioplassons mit HERTWIG gegenwärtig schon etwas Bestimmtes zu sagen, halte ich für verfrüht.

Das Ergebniss unserer Kritik der „Entwickelungstheorie" O. HERTWIG's ist, dass in derselben nur für die Keimzellen und für [das allgemeine Vermögen zur Post- und Regeneration, nicht für die speciellen gestaltenden Vorgänge der Post- und Regeneration und der directen oder normalen Entwickelung der Individuen gesorgt ist.

Aber doch ist die Existenz typisch gebauter und, von kleinen Abweichungen abgesehen, durch Fortpflanzung in dieser „typischen" Weise „wiedererzeugter" Individuen so sicher gestellt, dass sie wohl von Niemanden, selbst nicht von einem Autor, mit dessen „Theorie" sie sich nicht vereinbaren lässt, in Abrede gestellt werden kann.

Wir müssen daher bei unseren Entwickelungstheorien auch *für die sichere Uebertragung entsprechender typischer Gestaltungsweisen* sorgen. Denn genau genommen sind doch von allem Lebenden die Individuen die Hauptsache; ohne diese hat weder das Keim-, noch das Regenerationsplasson einen Wert.

Nur weil und soweit die Zellen von der Eizelle verschieden geworden sind, stellen sie Theile eines ohne Her-

vorbringung eines Defectes nicht theilbaren Ganzen, also eines „Individuum“ dar; und wohl nur dadurch können sie nach Verlusten in der obenstehend erörterten Weise veranlassen, dass die diesem, zur Zeit nicht mehr „actuell“ vorhandenen Ganzen fehlenden Theile wieder aus dem Reserveidioplasson gebildet werden.

Da ich in den ersten Furchungszellen und später in vielen Zellen gleiches Post- und Regenerationsplasson annehme, obgleich die Leistungen desselben je nach der Lage und Grösse des Defectes sehr ungleich sind, so kann man mir einwenden, [**330**] dass ich selber gleich Hertwig eine Activirung von „verschiedenen“ Idioplassontheilen aus „gleichem“ Grundidioplasson voraussetze. Ich halte auch keineswegs die Activirung von ruhenden Kernbestandtheilen bei der normalen Entwickelung für unmöglich oder überflüssig; sondern meine Differenz mit Hertwig bezieht sich darauf, dass diese ungleichen Activirungen, soweit es sich um typische Vorgänge der normalen Entwickelung handelt, auf mit dem „Anfang“ der individuellen Entwickelung beginnenden „typischen“ Ungleichheiten des activen Theiles der Kerne und daraus resultirenden typischen Ungleichheiten ihrer Wirkungen beruht.

Indem ihrerseits diese mit dem Beginne der individuellen Entwickelung anhebenden „actuellen“ Ungleichheiten auf „inactiven“ Ungleichheiten in dem, resp. den Fortpflanzungskörpern beruhen, stellt die „Continuität des Keimplasson“ auch die Continuität der typischen Ungleichheiten der Individuen her.

Bei der Post- und Regeneration wird die Verschiedenheit der Auslösung in der (S. 842) erörterten Weise von den typisch verschiedenen Zellen des sich post- oder regenerirenden, in mehr oder weniger entwickeltem, d. h. differenzirtem Zustande befindlichen Stückes des Individuums bewirkt.

Es ist also in jedem Falle ein „typisch Ungleiches“ vorhanden, welches daher auch aus „gleichem“ Bildungsmateriale typisch Ungleiches activiren kann.

Ich knüpfe somit bei allem individuellen Geschehen an die actuellen Ungleichheiten an, deren Production mit den ersten ontogenetischen Entwickelungsvorgängen beginnt und während der ganzen Entwickelung fortgesetzt wird. So bleibt die „Continuität typischer Ungleichheit" des activen Kernmateriales vom „Beginne der individuellen Entwickelung" des befruchteten oder parthenogenetisch sich entwickelnden Eies an bei allen späteren Vorgängen, auch bei der Regeneration erhalten und wirksam (s. S. 104).

Nach HERTWIG dagegen ist eine solche Continuität typischer Ungleichheiten nicht vorhanden; sondern erst später soll aus vielen vollkommen unter [**331**] sich gleichen Theilen durch nicht typisch vermittelte, unbekannte Ursache plötzlich typisch Ungleiches entstehen.

Möge es mir gelungen sein, im Vorstehenden die behandelten schwierigen Probleme sachlich und klar genug darzustellen, um den aufmerksamen Leser zu einem richtigen Urtheil über den gegenwärtigen Stand derselben zu befähigen.

Innsbruck, im Dezember 1892[1]).

[1]) Beim Abschluss vorstehender Abhandlung erhielt ich das neue grosse Werk WEISMANN's: „Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung". Die ausgebaute Theorie dieses hervorragenden Forschers kann nicht in wenigen Worten besprochen werden. Die bisher nur flüchtige Durchsicht des inhaltreichen, geistvollen Buches zeigt mir, dass unsere beiderseitigen Anschauungen in Bezug auf mehrere grundlegenden Verhältnisse übereinstimmen. In manchen Puncten zieht WEISMANN behufs der Aufstellung seiner Theorie weitere Consequenzen aus den vorliegenden Thatsachen, als ich es in obenstehender Erörterung, die nur den Zweck hat, die Bedeutung unserer gegenwärtigen Kenntnisse über die behandelnden Probleme klarzustellen und dadurch eine Grundlage für weitere Experimente zu gewinnen, für angezeigt gefunden habe. Da ich gleich WEISMANN die wesentlichen Ansichten eingehend begründet habe, so ist auch ohne besondere Darlegung der Leser der beiden Publicationen in den Stand gesetzt, die abweichenden Auffassungen (z. B. bezüglich des Mechanismus der Regeneration s. S. 840) gegeneinander abzuwägen.

Literaturverzeichniss.

1. H. Driesch, Entwickelungsmechanisches. Anatom. Anzeiger 1892, Nr. 18.
2. Edm. B. Wilson, On Multiple and Partial development in Amphioxus. Anatom. Anzeiger 1892, Nr. 23.
3. O. Hertwig, Aeltere und neuere Entwickelungs-Theorien. Rede, Berlin 1892.
4. Derselbe, Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie, 9. Capitel. Jena 1892.
5. L. Chabry, Contribution à l'embryologie normale et pathologique des ascidies simples. Paris 1887.
6. C. Fiedler, Entwickelungsmechanische Studien an Echinodermeneiern. In der Festschrift der Univers. Zürich f. Hrn. v. Nägeli u. Hrn. v. Kölliker, 1891.
7. H. Driesch, Entwickelungsmechanische Studien I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwickelung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. 53, 1891.
8. Chun, briefliche Mittheilung, publicirt in meinen ges. Abhandl. Nr. 26, S. 54.
 [Siehe auch die inzwischen erschienene Originalmittheilung:
 C. Chun, Die Dissogonie, Eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Kap. 7: Zur Entwickelungsmechanik der Ctenophoren. Festschrift f. Rud. Leuckart. Leipzig 1892.]
9. O. Hertwig, Urmund und Spina bifida. Arch. f. microsc. Anat. Bd. 39, 1892.
10. M. Nussbaum, Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. II. Mittheilung, Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Arch. f. micr. Anat. Bd. 29, 1887.
11. P. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien. Berlin 1885.
12. D. Barfurth, Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. micr. Anat. Bd. 37, 1891.
13. P. Eckardt, Ueber Hemitheria anterior. Diss. inaug. Breslau 1889.
14. W. His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875.
15. E. Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwickelung des Eies. Arch. f. d. ges. Physiologie 1883, Bd. 32.
16. G. Born, Biologische Untersuchungen I: Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. microsc. Anat. Bd. 24, 1885.
17. E. Korschelt u. K. Heider, Lehrbuch der vergleich. Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere. 2 Theile. Jena 1890—1893.
18. Alex. Götte, Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte d. Thiere. II. Heft, 1884.
19. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte, I. Aufl., S. 39.
20. F. Marchand, Realencyclopädie der gesammten Heilkunde von Eulenburg 1881. Artikel Missbildungen.
21. Spallanzani, Prodromo di un opera da imprimersi sopra le riproduzioni animali. Modena 1768.

Nr. 28.

Ueber die Specification der Furchungszellen

und über die

bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge.

1893.

„Biologisches Centralblatt". Bd. XIII. Nr. 19—22, ausgegeben am 15. September 1893.

Mit 3 Textfiguren.

Inhalt.

Seite

I. Ueber die Specification der Furchungszellen 873

Typische Ordnung des Eimateriales bei der Bildung der Semimurala 876

Definition der „Selbstdifferenzirung" 881

Die normale Furchung ist Selbstdifferenzirung des Eies 882

„Theilbildungen", Definition 884

Hervorbringung gleicher Producte durch verschiedene Bildungsweisen . 885

Entwickelung während der ersten Furchungen hochgradig deformirter Eier 885

Vorgänge bei der Ergänzung der Halbbildungen 888

Entwickelung erst nach der Furchung deformirter Eier 891

Differenzirung durch *Nachbarschaftswirkungen* 891

II. Ueber die bei der Re- und Postgeneration nach Defecten und nach sonstigen Störungen anzunehmenden regulatorischen Mechanismen und differenzirenden Wechselwirkungen 894

Bei Störungen der Anordnung und bei Deformation 896 u. 901

Seite
Auslösungsmomente der Regeneration 897
Analyse der Correlationen der Re- und Postgeneration 904
Functionelle Correlationen 904
Gestaltliche Correlationen 904
Lageeigenschaften . 905
Differenzirung, Definition derselben 906
Differentiatio sui, Selbstdifferenzirung 907
Differentiatio ex alio, abhängige Differenzirung 907
Passive Differenzirung 908
Vollkommene, unvollkommene, Permanente, temporäre } Selbst- oder abhängige Differenzirung 908
Anderdifferenzirungsgebilde 910
Alleindifferenzirungsgebilde 910
Differenzirungs-Hauptgebilde 910
Differenzirungs-Nebengebilde 910
Concurrenz differenzirender Wirkungen 910
Variationen als Ursache der Züchtung „regulirender“ diffenzirender Correlationen (der indirecten Entwickelung) 911
Bedeutung der „Lage“ der Zellen 913
Bedingungen der Wiederholung typischer Gestaltungen 913
Abhängige Differenzirung der Mesenchymzellen 914
Directe s. typische Entwickelung 915
Indirecte s. atypische Entwickelung 915
Ueber die Entstehungsweise der Metazoen aus den Protisten . . . 916

I. Ueber die Specification der Furchungszellen.

[**612**] Es wird jetzt von zwei Autoren der Versuch gemacht, eine Reihe von Thatsachen, die ich experimentell ermittelt habe, in wesentlich anderer Weise zu deuten, als es von mir geschehen ist. Ich habe aus den bezüglichen Thatsachen gefolgert, dass die *„normale“ individuelle Entwickelung „von Anfang an“ ein System bestimmt gerichteter Vorgänge ist, welches in „festen“ Beziehungen zu den Hauptrichtungen des späteren Embryo steht,* derart, dass jede der ersten vier Furchungszellen nicht blos einem bestimmten Viertel des Embryo räumlich entspricht, sondern auch für sich im Stande ist, dieses Viertel hervorzubilden. Letzteres schloss ich daraus, dass ich aus halben resp. Viertel- und Dreivierteleiern halbe resp. Viertel- und Dreiviertel-Embryonen erhielt. Diese Art der Bil-

dung des Embryo aus einzelnen selbstständig sich entwickelnden Stücken habe ich als *Mosaikarbeit* bezeichnet[1]).

Jede dieser ersten Furchungszellen erhält daher nach meiner Meinung einen dieser besonderen Leistung entsprechenden *Theil desjenigen Idioplasson, welches durch die Befruchtung „activirt“ worden ist.* Dieses Material ist nach meiner Auffassung *vorzugsweise im Zellkern* enthalten und wird, soweit letzteres der Fall ist, durch die „indirecte“ Kerntheilung in entsprechender Weise *qualitativ ungleich getheilt.*

Die beiden Annahmen dieses letzteren Satzes sind jedoch nicht unerlässlich nothwendige Glieder meiner in ihren „wesentlichen“ Theilen „experimentell“ erwiesenen Auffassung; [das heisst, ich halte nur den direct experimentell begründeten Theil meiner theoretischen Auffassungen für sicher, den nicht in gleicher Weise fundirten Theil für hypothetisch, also für variabel].

[**613**] Gegen diese Deutung von mir und danach noch von anderen Autoren ermittelter bezüglicher Thatsachen hat H. Driesch auf Grund seiner Deutung der an sich sehr werthvollen Ergebnisse von ihm an Echinodermeneiern angestellter Versuche und O. Hertwig[2]) ohne eigene thatsächliche Unterlagen auf Grund früherer Speculationen und in Anlehnung an Driesch's Einwendungen erhoben; wobei jedoch beide Autoren genöthigt waren und auch nicht Anstand genommen haben, die vorliegenden Thatsachen theilweise zu vergewaltigen.

Die darauf bezüglichen Verhältnisse sind bereits von mir ausführlich dargelegt worden (Nr. 27); und die neuen seitdem ermittelten Thatsachen passen durchaus zu der von mir vertretenen Auffassung, so dass keine Veranlassung vorliegt, dieselbe abzuändern.

Es ist nicht möglich, die vielen Thatsachen und ihre Deutung

1) Dies ist eine kurze Zusammenfassung. Die den Thatsachen genauer angepasste, mit allerhand Einschränkungen versehene genauere Fassung ist in der Originalabhandlung nachzusehen (s. S. 446—448, 455 u. f.).

2) Jüngst hat O. Hertwig versucht, seinen Widerspruch nachträglich durch thatsächliches Beweismaterial zu stützen (Sitzungsber. der k. preuss. Acad. der Wiss. zu Berlin, Mai 1893); hierüber s. Nr. 29.

in der Kürze, die diese Zeitschrift vorschreibt, nochmals zu schildern und kritisch zu erörtern.

Aus dem gleichen Grunde halte ich es auch nicht für der Sache dienlich, dass DRIESCH jüngst eine vorläufige Mittheilung über seine derzeitige Auffassung (Nr. 9 dieser Zeitschrift) publicirt hat, in welcher er ebenso willkürlich wie mit den Thatsachen auch mit den Gegengründen verfährt, noch dazu ohne dieselben mitzutheilen, so dass der Leser auf DRIESCH's Urtheil angewiesen bleibt.

Dies veranlasst mich zu einer Entgegnung. Bei der hier nöthigen Kürze kann es jedoch nicht der Zweck der folgenden Zeilen sein, den Leser über den ganzen Stand der Streitfragen zu orientiren; sondern ich beabsichtige blos einige Puncte dieser Aeusserungen DRIESCH's richtig zu stellen und ein Argument von mir etwas weiter auszuführen, als es bisher geschehen war.

Da die Discussion aber fundamentale Fragen der Entwickelungsmechanik der Organismen betrifft, so darf auch eine so eng beschränkte Behandlung des Themas Interesse beanspruchen; und gerade durch den Widerspruch und das dadurch veranlasste Ziehen weiterer Consequenzen wird das Wesen der vorliegenden Probleme beleuchtet und dem allgemeinen Verständnisse näher gebracht.

Zunächst sind einige angebliche Berichtigungen DRIESCH's zu berichtigen.

DRIESCH stellt gegen WEISMANN, WILSON und mich in Abrede, dass er aus einem halben Echinodermenei eine halbe „Blastula" erhalten habe. Die genannten Autoren haben dies wohl gleich mir den hier (s. S. 878) reproducirten Figuren 5 und 6 seiner Arbeit (s. 2)[1]) entnommen, indem sie dabei das Wort „Blastula", übereinstimmend mit SELENKA's [**614**] Anwendung desselben auf Echinodermen (s. 3, Taf. VIII, Fig. 60 nebst Erklärung), in der allgemeinen Bedeutung als „Keimblase", d. h. als rundliches Gebilde mit relativ grosser Höhle und entsprechend dünner Wandung gebrauchten, wie es auch bei Vergleichung zwischen verschiedenen Thierclassen allein verwendbar ist. Ein Stadium, welches der viel späteren, von DRIESCH unter Abweichung

1) Die Verweisungen durch eine Zahl aber ohne vorgesetztes Nr. beziehen sich auf das dieser Abhandlung am Schlusse angefügte Literaturverzeichniss.

von SELENKA ausschliesslich als „Blastula" bezeichneten Bildung entspricht, giebt es z. B. bei Amphibien nicht, so dass diese nach DRIESCH gar kein Blastulastadium hätten.

Die Bezeichnung „typische Morula" will DRIESCH jetzt ebenfalls willkürlich auf „das letzte der Blastulabildung (letztere in seiner eben erörterten Auffassung genommen) vorhergehende Furchungsstadium" beschränken; ein Vorgehen, welches wieder zu „Missverständnissen" und „Berichtigungen" Veranlassung geben kann, da dadurch diejenige Bildung, welche von den genannten Autoren und mir als Blastula bezeichnet wurden ist, nach DRIESCH noch nicht einmal eine Morula wäre.

Weiterhin findet DRIESCH es unzutreffend, dass ich bei der Bildung der normalen und der halben Morula von „Umordnung" des Eimateriales [also für die ganze Morula von Umordnung des Materiales des ganzen noch ungetheilten Eies, für die halbe Morula des Materiales einer der beiden ersten Blastomeren] spreche (s. S. 804 u. S. 857); er sagt: „Was soll die Semimorula mit Umlagerung zu thun haben, wo sie doch gerade die Folge des Liegenbleibens der Zellen am Orte ihrer Entstehung ist".

Ich ersuche daher den Leser, die linke Hälfte der hier (S. 878) reproducirten Fig. 6 DRIESCH's mit der rechten Hälfte, welch' letztere die nicht weiter getheilte, nur vielleicht beim Absterben ein wenig mehr gerundete andere Zelle des Zweizellenstadiums darstellt, zu vergleichen. Mir scheint, es muss bei der Umbildung der früheren linken fast ebenso gestalteten Zelle zu der dargestellten entwickelten Form der linken Eihälfte mit der Furchung zugleich eine sehr erhebliche und zwar in ihrem Endresultat „typische" Materialumlagerung vor sich gehen, da die einfache Zelle solid und nicht entsprechend der entwickelten Form ausgehöhlt ist. Von einem Entstehen der Semiblastula durch Liegenbleiben des „Materiales der entsprechenden Zelle des Zweizellenstadiums", um welches es sich hier handelt, kann also wohl nicht die Rede sein. Ob diese typische Materialumlagerung blos während der einzelnen Zelltheilungen oder noch unter nachträglichen typischen Verschiebungen der bereits vollkommen gesonderten Zellen stattfindet, ist hier ohne Bedeutung.

In dieser „typischen" Materialumlagerung zu einer hoh-

len Halbkugel bekundet sich nach meiner Meinung sicher das Vermögen dieser einen Zelle eine wahre Halbbildung zu produciren.

Wenn nach DRIESCH und HERTWIG jede der beiden ersten Furchungszellen beide einander „vollkommen" gleich sind, und es unter normalen Verhältnissen allein durch die Wechselwirkung dieser beiden Zellen aufeinander bedingt ist, dass jede der Zellen blos eine halbe Morula hervorbringt, so müsste nach Tödtung oder nach Entfernung der einen von beiden Zellen, die andere sich sogleich zu einer ganzen Hohlkugel [**615**] entwickeln, wie es nach WILSON beim *Amphioxus* im gleichen Falle geschieht (ohne dass jedoch aus letzterem Verhalten sicher zu folgern wäre, dass beim *Amphioxus* diese Zellen schon unter „normalen" Verhältnissen vollkommen einander gleich wären; sondern dieses Verhalten kann auf frühzeitigerem Inthätigkeittreten von nicht durch die „Befruchtung", sondern erst durch den „Defect" activirtem Idioplasson, also des Reserveidioplasson, oder auch blos auf abnormer Verschiebung der Zellen beruhen; s. u. S. 879 (und S. 832).

Aus DRIESCH's angeblicher Berichtigung gewinnt der Leser weiterhin den Eindruck, dass die für die Deutung der ersten Entwickelungsvorgänge so wichtige Angabe, beim Seeigel entstehe aus dem halben Ei eine echte Semimorula von der Form einer „hohlen" Halbkugel, eine ihm von mir gemachte falsche Unterstellung sei; denn die Nichthohlheit der Semimorula resp. Semiblastula ist die Grundlage seiner ganzen bezüglichen Erörterungen, ohne welche dieselben keinen Sinn haben; auch sagt er jetzt S. 304 direct: „Die Semimorula ist also ein als Form in toto gar nicht gekennzeichnetes Gebilde".

Um dem Leser die Möglichkeit zu einem eigenen Urtheile zu gewähren, habe ich DRIESCH's bezügliche Figuren 5 und 6 hier reproduciren lassen und zwar nach den aus seiner Tafel ausgeschnittenen, dem Manuscripte beigefügten Originalien.

Ein Blick auf diese Figuren wird über die Berechtigung des Beginnens DRIESCH's belehren. Zudem hat DRIESCH früher (2, S. 167) gesagt: „Die Furchung isolirter Furchungszellen des 2-Zellen-

stadiums von *Echinus microtuberculatus* ist also eine Halbbildung, wie sie von Roux für operirte Froscheier beschrieben worden ist.“ Es war aber der Kernpunct meiner Beobachtungen, dass die [**616**] Semimorula des Frosches hohl war. Und vorher findet sich bei Driesch die Stelle, „$5^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung beginnt das eigentliche Interesse des Versuches; indem nämlich im Sinne absoluter Selbstdifferenzirung die letzterwähnte Theilung eine typische Hälfte des Sechzehnzellenstadiums, wie es oben

Fig. 1.

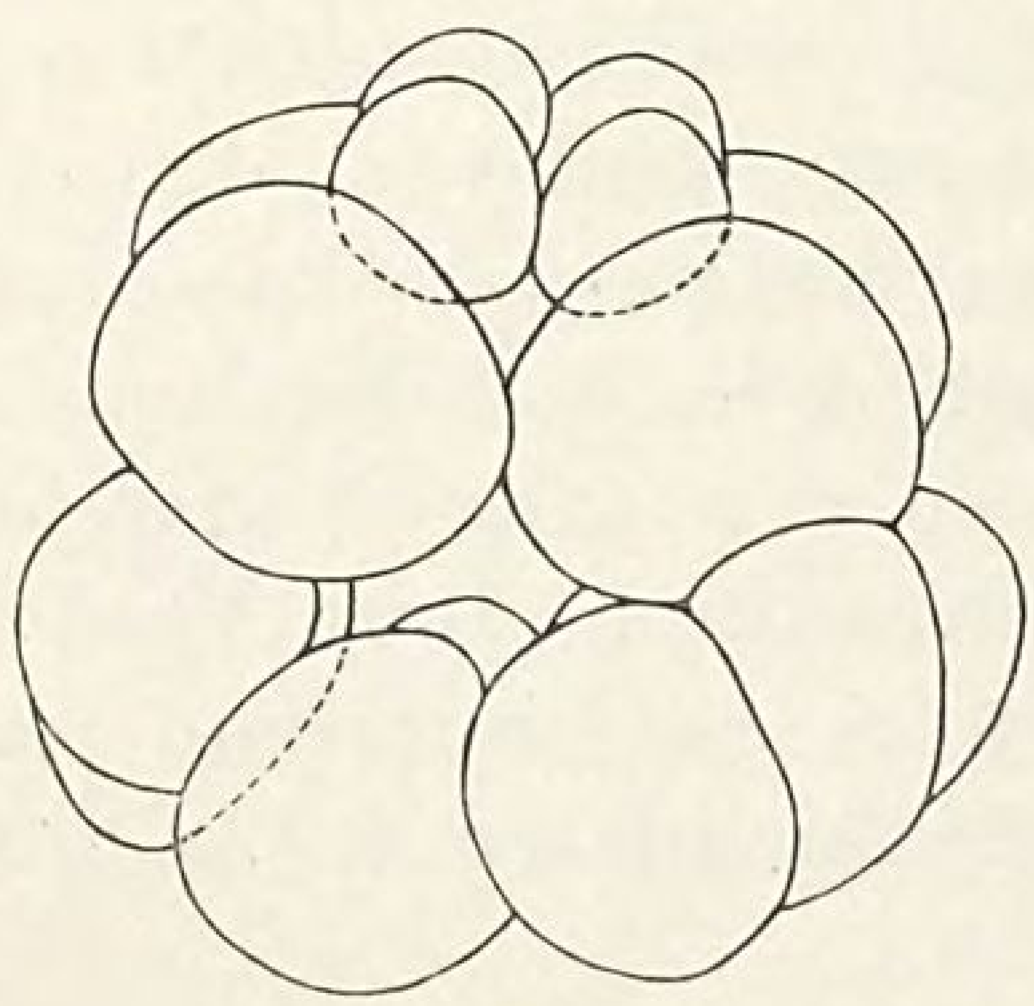


Fig. 5.

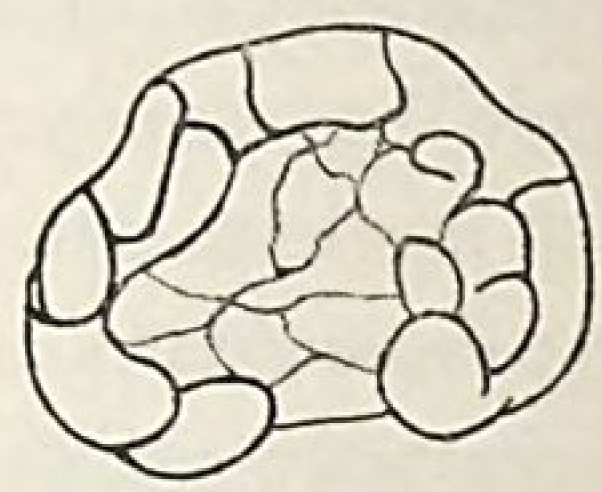
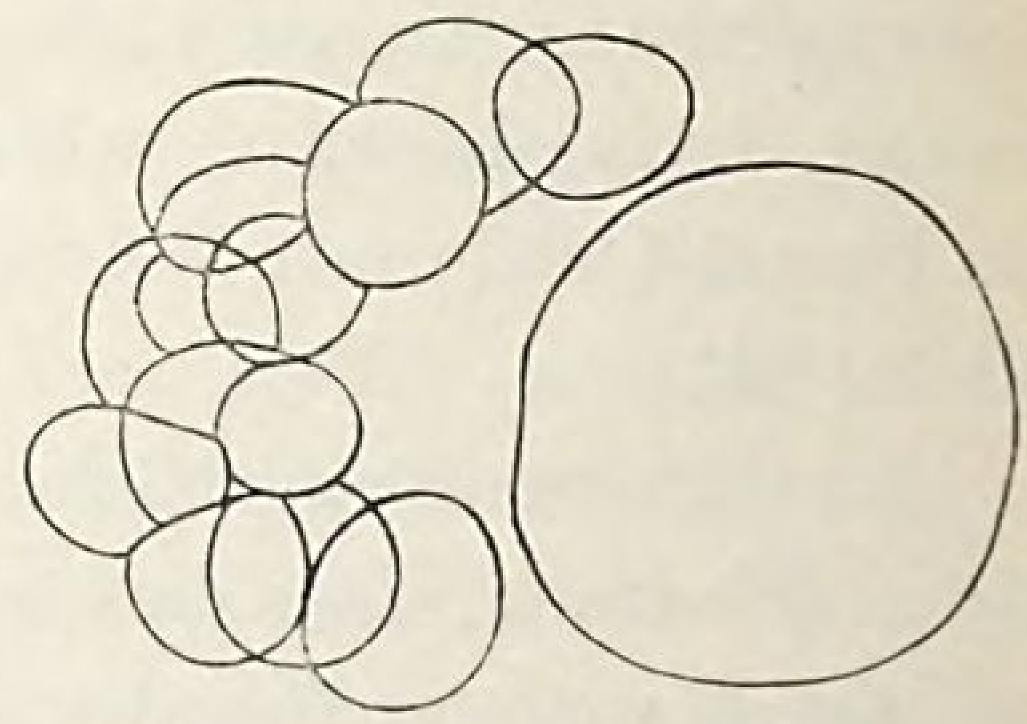


Fig. 6.



Nach Driesch reproducirt.

(Fig. 1) dargestellt ist, in Erscheinung treten lässt“. Diese Figur Driesch's ist hier unter gleicher Nummer reproducirt und stellt die junge Morula mit grosser Furchungshöhle dar; also ist wohl zu vermuthen, dass die „typische Hälfte“ davon auch hohl gewesen sei. Driesch sagt ferner: „der Halbkeim bot das Bild einer vielzelligen offenen Halbkugel dar, wenn auch die Mündung etwas verengt erschien“. In seiner letzten Publication dagegen sagt er (1, S. 303); „Fig. 2 zeigt Bilder der Halbfurchung eines *Echinus*-Eies, bei welcher von einer Semimorula, d. h. einer Halbkugel gar keine Rede sein kann, und bei *Sphaerechinus* ist das immer so“ [1]).

1) Ueber die Bedeutung dieses verschiedenen Verhaltens siehe meinen Aufsatz: Ueber die verschiedene Entwickelung isolirter erster Blastomeren. Arch. für Entwickelungsmechanik 1895, Bd. I, S. 596 u. f.

Wenn DRIESCH diese früheren, thatsächlichen Angaben desavouiren will und nach so deutlichen Aussprüchen und Abbildungen die Semimorula der Echinodermen als „ein als Form in toto gar nicht gekennzeichnetes Gebilde" bezeichnet, so weiss ich nicht, welche seiner anderen thatsächlichen Angaben wir als so sicher ansehen dürfen, dass er sie nicht auch widerruft[1]).

Und ich habe schon (S. 454 und 835) betont, dass das Vorkommen solider, rundlicher Semimorulae „neben dem Vorkommen hohler halbkugelförmiger" für unsere Frage ohne Bedeutung ist; da *die letztere Bildung die typische, besondere gestaltende Kräfte bekundende Form darstellt*, statt welcher durch geringe Störungen der Thätigkeit dieser Kräfte, wie sie bei Halbbildungen leicht vorkommen können, die nichts besonderes repräsentirende, erstere, solide runde Form hervorgehen kann. Wenn bei *Amphioxus* und *Spaerechinus* die ersten Furchungszellen etwas weniger fest aneinander haften als bei anderen Eiern, können geringe Erschütterungen stets die Bildung einer Semimorula verhindern, auch wenn die Tendenz zu letzterer vorhanden ist.

Für DRIESCH dagegen ist jetzt (2, S. 304) „die Halbkugel [das heisst die hohle halbkugelige Semimorula] ein in gewissem Sinne zufälliges Resultat", das dadurch entsteht, dass die Zellen der betreffenden Eier „weniger stark an einander gleiten" als in den anderen Fällen, so dass sie an dem Orte liegen bleiben, wo sie entstanden sind.

Es würde richtiger gewesen sein zu sagen: die annähernd kugelige solide Semimorula ist ein in gewissem Sinne zufälliges Resultat, welches dadurch entsteht, dass die Zellen durch abnormes Aneinandergleiten von dem Orte hinweg gekommen sind, an den sie durch die, eine typische Halbbildung producirenden Kräfte hingelagert worden wären. Um sich von der Nothwendigkeit besonderer, gestaltener resp. ordnender Kräfte bei der

1) DRIESCH theilt neuerdings mit (Analytische Theorie der Entwickelung, 1894), dass er nicht diese Thatsachen in Abrede stellen, sondern ihnen blos eine andere Deutung als früher beilegen wollte.

Production einer „hohlen“ Halbkugel aus einer soliden, sich wiederholt theilenden abgerundeten Halbkugel (wie Fig. 6 linke Hälfte) zu überzeugen, empfehle ich Driesch, aus Thon diese Vorgänge nachzumodelliren und zu [**617**] versuchen, zu welchem Resultat er allein mit dem Mechanismus [atypisch gerichteter] Halbirung und Abrundung der Stücke gelangt[1]).

Aber wenn auch Driesch das wesentlichste Characteristicum der Semimorula resp- Semiblastula, die halbe Kugelschalenform jetzt in Abrede stellt, so bleibt doch noch die gleichzeitige und vollkommen selbständige, ebenfalls auf Echinodermen (Echinus microtuberculatus) bezügliche Beobachtung von K. Fiedler (4), welcher aus einer der beiden ersten Furchungszellen, noch dazu nach vollkommener Entfernung der anderen Zelle, in zwei Fällen je eine „halbe Blastula“ gewonnen hat, von der er sagt: „die überlebende der beiden ersten Blastomeren lieferte eine aus zahlreichen kleinen Zellen bestehende „hohle Halbkugel“. Die anfangs weite „Oeffnung“ verengte sich nach einigen Stunden zusehends, worauf leider Absterben eintrat“[2]).

Die Umdeutung, welche Driesch zu Gunsten seiner Auffassung mit den Ergebnissen L Chabry's an Ascidien vorgenommen hat, ist bereits von D. Barfurth als unzutreffend (5) dargelegt worden.

Ebenso rasch fertig wie hier mit Thatsachen ist Driesch auch auf theoretischem Gebiete, welches wir jetzt betreten. Die Argumentationen des Gegners bezeichnet er einfach als unzutreffend und ersetzt den Mangel an Beweisen dafür sowohl wie für seine eigene Auffassung durch apodictisch geformte Aeusserungen. Er engagirt

1) Genaueres siehe in der auf S. 878 Anm. citirten Abhandlung.

2) Neuerdings (s. S. 879 Anm., S. 17—19) führt D. die Thatsache, dass aus einzelnen der beiden ersten Blastomeren des Seeigels resp. aus Achterzellen des Amphioxus (Wilson) Theilbildungen, halbe resp. Achter-Blastulae hervorgehen, auf „Störung“ der normalen Entwickelung dieser Zellen zurück. Dagegen wird die Ganzfurchung und Ganz-Entwickelung von Eitheilen als das Normale bezeichnet; während die Bildung desjenigen, was im normalen ganzen Ei, also unter wirklich normalen Verhältnissen aus diesen Eitheilen hervorgeht, sofern diese Bildung in den isolirten Eitheilen stattfindet, als Folge von Störung, von Hindernissen aufgefasst wird. Damit ist dann der wirkliche Thatbestand umgekehrt.

sich überhaupt noch viel zu sehr für Unbekanntes durch bestimmte Aussprüche über dasselbe[1]).

Von zahlreichen, auf zu flüchtiger Redaction beruhenden Unzutreffendheiten im Ausdruck, welche DRIESCH's Publicationen, besonders für einen Gegner seiner Auffassungen trotz nicht zu condensirter Darstellung und übersichtlicher Anordnung des Stoffes, schwerverständlich machen und viel guten Willen sowie reichliche Zuthat eigenen Salzes seitens des gewissenhaften Lesers erfordern, um nicht zahlreiche Widersprüche in ihnen zu finden, sowie von nebensächlichen unrichtigen Reproductionen meiner Auffassungen sehe ich ab und begnüge mich, die Puncte zu erörtern, denen ein allgemeineres Interesse zukommt.

Aus den Beobachtungen von PFLÜGER, mir und DRIESCH, dass durch Druck auf das sich theilende Ei und aus DRIESCH's eigener Wahrnehmung, dass auch durch Einwirkung abnormer Wärme auf das Ei die Furchung in abnorme Bahnen gelenkt werden kann, folgert DRIESCH (Nr. 2, S. 55) jetzt, im Gegensatz zu seiner früheren Meinung, dass „die normale Furchung keine Selbstdifferenzirung (ROUX) ist".

Dies Urtheil beruht auf ungenügender Kenntniss der von mir gegebenen Definition des Begriffes der „Selbstdifferenzirung". Da ich wiederholt bemerkt habe, dass die richtige Anwendung dieses,

1) Diese Einwendungen gelten auch noch für die neueren Schriften dieses begabten und eifrigen jungen Forschers. Quellen fortgesetzter Missverständnisse scheinen bei seinen Abhandlungen und bei ihm selber einerseits aus seiner trotz schroffer Form nicht selten unbestimmten mehrdeutigen Diction und andererseits daraus zu fliessen, dass er noch zu sehr von seinen eigenen Gedanken in Anspruch genommen ist, um fremde Gedanken leicht aufnehmen und im fremden Sinne beurtheilen zu können, und dass ihm schon kleine Unterschiede von seinen Auffassungen so erheblich erscheinen, dass er darüber das Uebereinstimmende nicht bemerkt. Bezüglich einiger Einzelheiten siehe I, S. 377, II, S. 455 Anm. 2; einige wesentliche Differenzpuncte sind in Nr. 33 näher behandelt.

Gegenüber der auffallenden, auch von O. HERTWIG reproducirten Angabe, dass ich für die normale Entwickelung keine „differenzirenden Correlationen" der Theile annähme, sei auf die im Sachregister vermerkten Stellen verwiesen, in denen über dieselben verhandelt wird und wo sogar von regulatorischen gestaltenden Correlationen für die noch als normal bezeichnete Entwickelung (s. Nr. 31 S. 279) Gebrauch gemacht wird. Zudem trennen diese Autoren typische und atypische Entwickelung nicht oder nicht genügend und müssten daher im Gegentheil noch die von mir für die atypische Entwickelung angenommenen differenzirenden und regulatorischen Correlationen mit heranziehen.

für unsere causalen Forschungen nothwendigen Begriffes einige Schwierigkeiten in sich birgt, so will ich ihn hier nochmals erläutern.

Das Wort **Selbstdifferenzirung** und sein Gegentheil die **abhängige Differenzirung** beziehen sich auf den Sitz der Veränderungssursachen [**618**] eines räumlich oder blos in Gedanken abgegrenzten, sich verändernden Gebildes. Liegen die Ursachen dieser Veränderungen in dem so abgegrenzten Gebilde selber, so bezeichne ich die Veränderung als Selbstdifferenzirung „dieses Gebildes", und zwar dies auch dann, wenn zu dieser Veränderung die Zufuhr von Energie, sei es in Form von Wärme, Sauerstoff, flüssiger oder fester Nahrung etc., von aussen her nöthig ist, sofern nur durch diese Zufuhr nicht die Art und Oertlichkeit der Gestaltung bestimmt wird (s. S. 821).

Der Ausdruck *Selbstdifferenzirung soll sich blos auf* die *„specifischen" Ursachen der Veränderung, auf die Ursachen der Art und Oertlichkeit* ev. auch der Zeit und Intensität der Veränderung eines Gebildes *beziehen* (s. S. 908).

Werden diese Eigenschaften der Veränderung nicht durch diese Zufuhr von aussen bestimmt, so stellt diese Zufuhr blos eine, vielleicht unerlässliche, Vorbedingung der Veränderung, aber nicht die specifische Ursache derselben dar; diese Zufuhr kann alsdann auch schon lange vorher stattgefunden haben, ohne dass die Veränderung stattfindet.

Ich habe nun früher gezeigt, dass die aus typisch gestaltenden und qualitativ sondernden Vorgängen sich zusammensetzende normale Furchung beim Froscheie auch dann normal verläuft, wenn das Ei auf einer senkrecht stehenden, langsam rotirenden Scheibe fixirt ist, so dass also Schwerkraft, Erdmagnetismus, Licht- und Wärmestrahlen in stetig wechselnder Richtung auf das Ei wirken, also keine typisch gestaltenden Wirkungen an ihm hervorbringen können. Es sind somit zum normalen Verlaufe der Furchung keine gestaltenden äusseren Einwirkungen nöthig; die normale Furchung des Eies ist daher als Selbstdifferenzirung zu bezeichnen, obgleich z. B. ein gewisses Maass von Wärmezufuhr unerlässliche Vorbedingung ist.

Der normale Ablauf der Furchung ist ferner abhängig

von der normalen Gestalt des Eies (s. S. 303); da das Ei diese früher erlangte Gestalt aber gleichfalls ohne äussere gestaltende Einwirkungen einhält, sind solche wiederum zur normalen Furchung nicht nöthig; die normale Furchung ist also Selbstdifferenzirung des Eies.

Daraus aber, dass Druck und höhere Wärme den gestaltlichen und damit vielleicht auch qualitativen Verlauf der Furchung zu ändern vermögen, kann nicht geschlossen werden, dass die specifischen Ursachen der „normalen“, gestaltlichen und qualitativ sondernden Vorgänge der Furchung „nicht“ im Eie selbst gelegen seien. Driesch's Widerspruch ist somit hinfällig.

Wenn man von Selbstdifferenzirung spricht, muss man immer das Ganze oder den Theil nennen, auf welchen sich die Aeusserung bezieht. Man kann nicht sagen: „die Entwickelung ist Selbstdifferenzirung“, denn diese Aeusserung bezieht sich nicht auf ein abgegrenztes Gebilde oder Stück, sondern auf die Vorgänge der Entwickelung; jede Entwickelung ist Veränderung; und jede Veränderung beruht auf Wechselwirkung, da nichts seinen Zustand von selbst ändern kann (s. S. 14 und 822).

Es ist daher auch nicht richtig ausgedrückt, wenn Driesch, angeblich um mir zu opponiren, (Nr. 1, S. 303) sagt: „die directe (scil. normale) „Entwickelung“ ist keine Selbstdifferenzirung sondern correlative Differenzirung“; [**619**] er hätte sagen müssen: die directe Entwickelung (NB. des Eies) ist keine Selbstdifferenzirung der einzelnen Blastomeren; oder wenn seine Opposition eine allgemeine sein soll, hätte sie lauten müssen: bei der directen Entwickelung des Eies kommt keine Selbstdifferenzirung einzelner Zellen oder Zellcomplexe vor. Das würde dann im Sinne von O. Hertwig heissen: Die directe Entwickelung des Eies findet nur unter Wechselwirkungen aller Zellen desselben unter einander statt.

Es ist ferner nicht zweckmässig und muss zu Missverständnissen führen, dass Driesch fortfährt, entgegen dem Sprachgebrauche die aus einem halben Ei hervorgegangenen „ganzen“ Embryonen als Theil-

bildungen zu bezeichnen, zumal nachdem ich dem Sprachgebrauche entsprechend als „Theilbildungen“ (Meroplasten) halbe, Viertel- und Dreiviertelembryonen bezeichnet habe (S. 792).

Man nennt nicht ein „ganzes fertiges“ Haus, das aber blos aus der Hälfte des ursprünglich dazu bestimmten Materiales erbaut ist, ein Theilgebilde, ein Theilhaus. Die von mir eingeführten Bezeichnungen Halbei-Ganzbildungen (Hemioohololasten), Dreiviertelei-Ganzbildungen sind vollkommen bezeichnend und schliessen daher jedes Missverständniss aus. Ich werde daher bei ihrer Verwendung verbleiben und glaube, dass die Verwirrungen, die durch Driesch's Bezeichnungsweise entstehen, ihm zur Last fallen.

[Als allgemeinen Namen für die aus „Theilen“ eines Eies entstehenden Gebilde empfehle ich die Bezeichnung Eitheil-Gebilde, z. B. Eitheil-Gastrulae, Eitheil-Embryonen.

Diese können sein (s. S. 792):

a) Theilgebilde, Meroplasten: z. B. Halbbildungen, Viertelbildungen, Dreiviertelbildungen, und zwar Halbgastrulae, Halbembryonen etc.,

b) Ganzbildungen: z. B. Halbei-Ganzbildungen, Viertelei-Ganzbildung. Diese Ganzbildungen können nachträglich aus Halbbildungen durch Postgeneration hervorgehen, oder vielleicht auch bei einigen Thieren sogleich primär entstehen (siehe hierüber Roux Arch. f. Entwickelungsmechanik Bd. I, S. 597 u. f.)].

Die hauptsächlichste theoretische Differenz zwischen Driesch sowie O. Hertwig einerseits und mir andererseits besteht darin, dass erstere Autoren behaupten, die ersten (8 resp. 16 oder 32) Furchungszellen seien in ihrem Wesentlichen vollkommen gleichwerthig, nur in Unwesentlichem von einander ein wenig verschieden; jede gliche also wesentlich noch der ganzen Eizelle. Driesch folgert dies daraus, dass aus jeder einzelnen der 2 resp. 4 ersten Furchungszellen in Folge Tödtung oder Entfernung der anderen

Blastomeren (aber, wie wir sahen, meist erst nach vorgängiger Production einer deutlichen Halbbildung) gleichwohl ein ganzes Individuum entsteht; besonders aber leitet er dasselbe aus seinen jüngsten Versuchen ab, in welchen durch Pressen von Echinodermeneiern während der ersten Furchungen die Furchungskugeln, wie er angiebt, so abnorm gelagert waren, dass unter vielen Versuchen jede Zelle neben jeder anderen zu liegen kam [?], mit dem Erfolg, dass gleichwohl daraus eine normal gestaltete Pluteuslarve entstand.

Driesch nimmt auf Grund dieses normal gestalteten „Productes" ohne jeden Beweis als selbstverständlich an, dass auch die „Bildungsweise" desselben die normale sei, dass also die uns unbekannten inneren Vorgänge bei dieser Entwickelung mit den Vorgängen bei der normalen Entwickelung im Wesen identisch seien. Er thut dies, obgleich es genügend bekannt ist, dass gleichgestaltete Producte auf verschiedenen Wegen hervorgebracht werden können, dass z. B. bei der Regeneration nach Selbsttheilung er- [**620**] wachsener Thiere oder nach künstlichem Defect derselben, von bereits Differenzirtem aus die fehlenden Theile wieder und daher nothwendiger Weise unter wesentlich anderen Vorgängen producirt werden, als bei der Entwickelung aus dem nicht differenzirten Ei (s. S. 52 und 93); eine Thatsache, die mich zur Unterscheidung zweier Entwickelungsarten (S. 812 u. 843) veranlasst hat: der directen s. typischen, bei den höheren Organismen allein die normale Art darstellenden Entwickelung aus dem nicht erheblich sichtbar differenzirten Ei, und der indirecten s. atypischen s. regulatorischen Entwickelung oder der Entwickelung fehlender Theile eines Organismus von bereits „entwickelten" Theilen desselben aus.

Wenn Driesch den Nachweis erbracht hätte, dass die Vorgänge dieser Gestaltungen wirklich die normalen seien (was aber nicht ohne die Ermittelung dieser Vorgänge möglich gewesen wäre), so wäre sein und O. Hertwig's Schluss, dass die ersten 8—32 Furchungszellen nicht specifisch differenzirt, sondern gleichwerthig seien, vielleicht als zutreffend zu bezeichnen.

Dann bliebe aber absolut unverständlich, dass ich schon vor der ersten Furchung am normal gehaltenen Froschei alle Hauptrichtungen des Embryo sicher vorausbestimmen konnte, und dass bei Operationen am zweigetheilten Froschei nach Zerstörung der von mir als rechte oder linke, bei Anachronismen als cephale oder caudale Furchungszelle erkannten Zelle stets, wie vorausgesagt, ein linker resp. rechter, caudaler resp. cephaler halber Embryo entstand. Dass ich dies mit Sicherheit voraussagen konnte, beweist, von allen anderen Argumenten abgesehen, absolut sicher, dass diese Bestimmungen bereits getroffen waren, dass also schon die beiden ersten Theilzellen des Eies nicht mehr „gleichwerthig" waren.

Es ist selten, dass die Beweiskraft so unwiderleglicher Argumente nicht erkannt wird.

Warum entstand ferner nicht ein einziges Mal ein schief zu den Hauptrichtungen abgegrenzter halber Embryo? Ja, was müsste überhaupt aus einer typischen halben, hohlen Semimorula, die sich nicht schliesst, entstehen, wenn alle Zellen derselben gleichwerthig sind?

Sehen wir für jetzt davon ab, dass es noch ganz unbekannt ist, welche wahre Bedeutung die unter „starken" Deformationen des Eies gebildeten Furchungszellen in ihrem „activirten" Idioplasson zu dem activirten Idioplasson (s. S. 830) der normalen Furchungszellen der Stadien mit gleicher Zellenzahl haben, — für etwas geringere Deformationen habe ich nachgewiesen (Nr. 20 u. 29 und S. 838), dass eine der drei ersten Furchen noch der Medianebene entspricht — so wäre es die Hauptaufgabe Driesch's zur Stütze seiner Auffassung gewesen zu beweisen, oder zum Mindesten auf Grund von Thatsachen wahrscheinlich zu machen, dass die Entwickelungsvorgänge die normalen seien; ohne dieses stehen alle seine, in apodictischer Form geäusserten Folgerungen vollkommen in der Luft; sie beruhen auf einer petitio principii.

[**621**] Driesch begnügt sich jedoch damit, für die von mir und Chun aus halben Frosch- und Ctenophoren-Eiern erhaltenen halben

Embryonen eine Ableitung zu versuchen, die, wie früher gezeigt wurde, an sich schon hinfällig ist und selbst, wenn sie für diese Thiere zutreffend wäre, auf mein Hemitherium anterius des Kalbes (s. S. 827) und auf die Halbbildungen von Echinus und von Ascidien (CHABRY) nicht anwendbar wäre. Der Versuch, die Echinodermen-Halbbildungen auf die oben dargelegte Weise zu beseitigen, ist ebenso missglückt wie derjenige, die Halbbildungen der Ascidien auf dem Wege der Umdeutung zu eliminiren[1]).

Ich vertrete dagegen die Ansicht (S. 830 u. f.), dass bei *abnormen Verhältnissen* halber oder stark gepresster, wie durch manche chemische Mittel, z. B. Borsäure[2]), Strychnin (ROUX) geschädigter Eier früher oder später *„abnorme Bildungsvorgänge stattfinden"*, Gestaltungsvorgänge, die nicht durch die „Befruchtung" als solche veranlasst sind, sondern welche mehr oder weniger mit Vorgängen übereinstimmen, die bei der Re- und Postgeneration vorkommen und *durch den Defect resp. durch die „Störung" der normalen „Anordnung" ausgelöst werden*, Vorgänge, bei denen somit *idioplastisches Material activirt wird und in herrschende Thätigkeit tritt*, *das*

[1]) Desgleichen kommt, wie ich Arch. f. Entwickelungsmechanik Bd. I, S. 598 u. f. dargethan habe, den Versuchen DRIESCH's (Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. I, S. 398) an Ascidien eine solche vermeintliche, die Angaben CHABRY's widerlegende Bedeutung nicht zu.]

[2]) Im Jahre 1889 prüfte ich Arzneimittel am Embryo, besonders die sogenannten Plastica, um ein das Wachsthum anregendes Mittel zu finden und dies zur Erzeugung von Missbildungen und zum Studium der dabei gestörten gestaltenden Correlationen anzuwenden.

Darüber ist bis jetzt blos eine mit Demonstration von microscopischen Präparaten verbundene Mittheilung auf der Naturforscherversammlung zu Wien publicirt worden, deren kurzer (unvollständiger) Bericht lautet (Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. und Aerzte 1893, Theil 2, Bd. II, S. 364):

„An der Gastrula bewirkt die Borsäure Rundung der Zellen der „Medullarplatte" (Framboisia minor, ROUX) mit nachfolgendem Abfall des Epithels derselben. Doch gelang es nicht, Embryonen ohne Centralnervensystem zu erzeugen, da Regeneration eintrat. Nach Schluss des Medullarrohres angewendet, bewirkte die Borsäure- (resp. Borax-)lösung Wachsthum des Riechepithels, statt nach innen, nach aussen, so dass die Geruchsorgane an der Stirne teleoscopisch vorspringen. Ausserdem schädigt sie die Bildung des Blutes und der Kopfsomiten und stört besonders die Zellkerne".

Die ausführliche Publication wird im Archiv f. Entwickelungsmechanik erfolgen.]

bei der normalen Entwickelung nur in minimaler, regulirender Weise thätig ist (s. S. 663, 667, 669, Nr. 31, S. 279).

Wir haben ersteren Falles typisch ausgebildete, unzweifelhafte Halbbildungen, die auf einem, bei den einen Thieren früheren, bei den anderen späteren Stadium auf ein Mal beginnen, sich zu einem Ganzen zu completiren: ob das zunächst blos durch nachträgliche *Umlagerung* und entsprechend nöthige *Umdifferenzirung* oder auch sogleich mit unter *Proliferation* von Zellen geschieht, macht keinen wesentlichen Unterschied; diese Umlagerungen und Umdifferenzirungen müssen stets zusammen vorkommen und sind das Wesentlichste des Geschehens, ja bei der Regeneration der *Hydra* und der Postgeneration des Seeigels das ganz oder fast ganz Ausschliessliche; die gleichzeitige Vermehrung von Zellen, die Proliferation, kann daher nur als ein dabei qualitativ nicht wesentlicher Nebenvorgang betrachtet werden (s. S. 836 u. f.).

Driesch, der, wie sich inzwischen gezeigt hat, ebenfalls die Entstehung von Ganzbildungen aus Furchungsbruchtheilen unter die Gesichtspuncte der Umlagerung und Proliferation gebracht hat, versteht jedoch darunter erheblich Anderes als ich, so dass unsere Differenz nicht, wie er meint, blos eine scheinbare ist. Driesch erklärt nämlich diese beiden Vorgänge als principiell verschieden und nimmt an, die Ganzbildung, aus Furchungsbruchtheilen durch Umlagerung käme blos bei den einen (Echinodermen, Ascidien, Amphioxus), die Postgeneration durch Proliferation bei den anderen Thieren (Frosch, Ctenophoren) vor; und die Ergänzung durch Umlagerung rechnet er, wie sich aus seinen weiteren Folgerungen ergiebt, willkürlich zur normalen s. typischen Entwickelung.

[**622**] Der Gegensatz zwischen den beiderseitigen Ansichten wird noch dadurch illustrirt, dass Driesch auch beim Amphioxus die Halbei-Ganzbildung durch Umlagerung entstehen lässt, obgleich er Wilson's Angabe annimmt, dass bei Amphioxus aus dem halben Ei gar nicht zuerst eine Halbbildung intendirt werde, sondern von der ersten Theilung der Halbeizelle an die Zellordnung einer ganzen

Morula vorhanden sei, so dass eine nachträgliche Umordnung der gebildeten Zellen gar nicht nöthig wäre. Dasselbe Geschehen wie bei Amphioxus nimmt Driesch, da er jetzt die Halbbildung, die ächte Semimorula der Echinodermen verleugnet, auch für diese an. Wir beide verwenden also dieselben Bezeichnungen in wesentlich verschiedener Weise.

Driesch's „Umordnung" dieser Furchungszellen ist ein „mehr zufälliger Act", ein „stärkeres Gleiten der Zellen an einander", wodurch ein rundlicher Zellhaufen entsteht und wodurch allein nach Driesch's Auffassung schon die Bedingung zu einer Ganzbildung gegeben ist.

Nach meiner Auffassung handelt es sich dagegen bei dem Schluss der Semimorula oder Semiblastula ebenso wie des Hemiembryo um ein in Thätigkeittreten ganz neuer, durch die Wirkung des Defectes activirter Gestaltungsmechanismen, oder mit anderen Worten um Thätigwerden des Post- und Regenerationsplasson s. Reserveidioplasson; und es müssen dabei mit der Umordnung der Zellen entsprechende innere, eventuell auch äussere Umdifferenzirungen der bisher activen Theile stattfinden.

Das Wesentliche der Verschiedenheiten der beiderseitigen Auffassungen wird besonders deutlich, wenn wir die Consequenzen derselben ziehen:

Nach Driesch müsste aus der hohlen Semimorula des Frosches, wenn wir ihren Defectrand durch Zusammenlegen auch nur passiv geschlossen und auf diese Weise eine in Driesch's Sinne ganze Morula aus der halben gemacht hätten, diese letztere sich in Folge der jetzigen Lage der Zellen zu einander ohne Weiteres zu einer ganzen Gastrula und einem ganzen Embryo entwickeln.

Nach meiner Meinung dagegen würde daraus ein halber Embryo mit zusammengelegtem Defectrande entstehen, sofern nicht inzwischen die Postgenerationsmechanismen thätig geworden sind. Schliesst dagegen eine typische hohle Semimorula oder Semiblastula auf ein Mal ihren Defectrand von selber, so ist das nach meiner Meinung schon der Ausdruck der geweckten Postgenerationsthätigkeit.

Wäre aber der scheinbare Selbstschluss nach Driesch blos durch ein zufälliges capillares Zusammengleiten der Zellen (das vielleicht durch zeitweiliges Einbringen in ein geeignetes Mittel wie 1proc. Kochsalzlösung auch künstlich veranlasst werden kann), bedingt, so entstünde, wenn nicht die Postgenerationsmechanismen geweckt werden, nach meiner Meinung ebenfalls nur ein [in seiner Bildung etwas gestörter] Hemiembryo mit zusammengelegtem Defectrand, nicht ein ganzer Embryo.

Driesch lässt unter den nach seiner Auffassung nicht specificirten, einander vollkommen gleichwerthigen ersten 8—16 oder 32 Furchungszellen durch Entstehung etwas stärker gespannter Zellen oder einer sonstigen physikalischen Ungleichheit eine Differenz eintreten und [**623**] damit erst Richtung in das bisher richtungslose Geschehen kommen; und von dieser nach seiner eigenen Meinung „unwesentlichen" protoplasmatischen[1]) Veränderung geht nun das ganze gerichtete Geschehen der Bildung des Embryo aus, indem es dabei vollkommen von der Lage aller Zellen zu diesen zuerst differenzirten Zellen abhängt, was aus jeder wird. Driesch bezieht sich dabei auf rechtwinkelige also feste Coordinaten, so dass geradezu die räumliche Lage der Zellen zu einander als solche und damit die „Gestalt des ganzen Zellcomplexes", die Gesammtconfiguration des Gebildes von wesentlichster Bedeutung für die Gestaltungs- und Differenzirungsvorgänge desselben wäre.

1) Da man jetzt anfängt, ein Mal wieder die gestaltlichen Leistungen des Zellleibes bei der Entwickelung im Gegensatz zu denen des Kernes hervorzuheben, ja bereits zu überschätzen, so sei an die von mir ermittelten Thatsachen erinnert (s. Nr. 20 und 21), welche darauf hinweisen, dass die Hauptrichtungen des Embryo bei Zwangslage zum Theil durch die Gestalt sowie durch die Anordnung der verschiedenen Arten des Protoplasmas bedingt sind, indem dasselbe nicht blos einstellend auf die Kernspindel wirkt, sondern, entsprechend der Längs- oder Querstellung der Spindel zur Symmetrierichtung des Protoplasmas, die qualitative Natur der ersten Kerntheilungen bestimmt und so bewirkt, dass zum richtigen Protoplasma der Kopfseite auch das richtige Idioplasson des Kernes kommt. Zugleich aber erwiesen seltene Ausnahmen, dass *dem Kernmaterial* bei diesen Wechselwirkungen *doch die grössere differenzirende Bedeutung* zukommen muss, da einige Mal die Kopfseite des Embryo nicht der normaler Weise entsprechenden Protoplasmaanhäufung zugewendet war, sondern 90° seitlich dazu oder noch seltener geradezu entgegengesetzt stand. Weiteres siehe Nr. 30.

Demnach könnten annähernd richtige Differenzirungen nur bei normaler äusserer Gestalt eines Gebildes vor sich gehen; und Driesch scheint zu glauben, mit dieser Betonung der eventuellen differenzirenden Bedeutung der Lage von Zellen zu anderen Zellen ein wesentlich neues Gestaltungsprincip aufgestellt zu haben. Ich glaube jedoch, so weit dasselbe Richtiges enthält, ist es bereits von jedem vertreten worden, der einmal ernstlich über die Regeneration nachgedacht hat. Driesch kündigt eine ausführliche Abhandlung über seine bezüglichen Vorstellungen an. Ich sehe daher von einer Kritik seiner bisher vorliegenden kurzen Aeusserungen ab und werde nur Veranlassung nehmen, weiter unten meine bezüglichen, auf die Thatsachen der Post- und Regeneration sich stützenden Auffassungen etwas ausführlicher darzulegen, als es bereits andeutungsweise (S. 484 u. f.) in meiner Schilderung der Postgeneration der fehlenden Froschhälfte unter Verwendung des Materiales der getödteten Eihälfte geschehen ist. Zunächst seien einige Thatsachen in Erinnerung gebracht resp. neu mitgetheilt.

Ich habe schon im ersten Beitrag zur Entwickelungsmechanik (S. 187 u. 192) darauf hingewiesen und es danach weiterhin verfolgt (s. Nr. 29, S. 609), dass *„nach“ der Furchung deformirte Eier* trotz entsprechend abnormer Gestaltung des [**624**] Ganzen, von einigen localen, mechanisch erklärbaren Störungen abgesehen, *einen innerlich so wohlgebildeten Embryo liefern, als wäre der Embryo erst „nach“ seiner Entwickelung allmählich passiv zu seiner jetzigen äusseren Gestalt deformirt worden.* Ich werde die bezüglichen Versuche ausführlicher darstellen. Aus ihnen geht hervor, dass eine derartige differenzirende Wirkung der räumlichen Lage der Zellen, wie sie Driesch anzunehmen scheint, nicht besteht, sondern dass die *richtigen Differenzirungen wesentlich von Wirkungen per continuitatem et contiguitatem, also von „Nachbarschaftswirkungen“ abhängen.*

Gegen erstere Auffassung von der Wirkung der Gesammtgestalt vielzelliger Gebilde auf die Differenzirung derselben spricht auch, wie ich schon (S. 859) erwähnt habe, die grosse Gruppe derjenigen Doppelbildungen, welche dem von mir

formulirten Gesetze der doppelten Symmetrie der Organanlagen folgen, indem hier in jedem der beiden mit einander verschmolzenen Individualgebilde alle Organe bis zur Vereinigungsebene so normal gestaltet sind, wie an einem normalen Individuum, welchem erst nachträglich die fehlenden Theile abgeschnitten wurden; ein Verhalten, in welchem [von den Wirkungen der functionellen Anpassung natürlich abgesehen] keine Wechselwirkung der entfernten Theile beider so ausgedehnt mit einander vereinigter unvollkommener Individualanlagen zu einem Ganzen erkennbar ist, sondern nach welchem vielmehr jedes unvollkommene Individuum sich im Wesentlichen für sich entwickelt zu haben scheint.

Ehe ich zur Darlegung meiner eigenen Argumentation in Sachen der behandelten Hauptfrage übergehe, sei noch ein unrichtiger Schluss Driesch's zurückgewiesen.

Driesch schliesst folgendermassen (Nr. 2, S. 301):

„Der Satz Roux', dass die directe normale Entwickelung in den ersten Stadien durch Selbstdifferenzirung der ersten Furchungszellen charakterisirt ist, ist widerlegt durch die Verlagerung der Furchungszellen mit nachfolgender normaler Entwickelung". (Driesch musste richtiger sagen: mit nachfolgender Lieferung späterer normal gestalteter Producte.)

Da Driesch jedoch jetzt selber die sichere Thatsache der Entstehung halber Frosch- und Ctenophoren-Embryonen aus halben Eiern nicht mehr bestreitet und er auch nicht mit Pflüger annimmt, dass diese Gestaltung der Embryonen durch von aussen einwirkende Kräfte erfolge, so muss er auch zugeben, dass die gestaltenden Kräfte zur Bildung des halben Embryo in dem halben Ei vorhanden sein müssen; also muss auch nach Driesch's Auffassung die Entwickelung dieser isolirten halben Eier „Selbstdifferenzirung" derselben sein. Driesch's Widerspruch gegen meine Auffassung schliesst also einen logischen Widerspruch ein.

Auf Grund dieses irrthümlichen Schlusses folgert Driesch nun weiter: „Ist aber die directe Entwickelung in ihrem Beginne keine Selbstdifferenzirung sondern correlative Differenzirung (zu ergänzen ist: der ersten Furchungs- [**625**] zellen, s. o. S. 883), dann fällt auch jeder (!)

Unterschied zwischen ihr und der Totogeneration beim Seeigel, Amphioxus, Ascidie und Siphonophore weg". Diese Totogeneration lässt DRIESCH durch die oben erwähnte mehr „zufällige" Umlagerung der einander angeblich gleichwerthigen Furchungszellen zu einem rundlichem Zellhaufen mit nachfolgenden differenzirenden Wechselwirkungen entstehen.

Selbst wenn die directe Entwickelung wirklich keine Selbstdifferenzirung der ersten Furchungszellen wäre, woraus folgert DRIESCH, dass dann auch jeder Unterschied zwischen ihr und der von ihm angenommenen Art der Totogeneration wegfällt?

DRIESCH müsste, nach Eliminirung des oben nachgewiesenen logischen Widerspruches, von seinem Standpuncte aus sagen: blos isolirte erste Furchungszellen entwickeln sich durch Selbstdifferenzirung, die sich berührenden aber nicht; sondern bei diesen geschieht die Entwickelung blos durch gestaltende Wechselwirkungen aller Zellen unter einander. Dabei müsste er also für die Entwickelung der „isolirten" Blastomeren zu Körperstücken einen ganz neuen, von der normalen Entwickelung durchaus abweichenden Modus annehmen[1]); und dazu käme als dritter besonderer Modus derjenige der nachträglichen Postgeneration dieser Stücke des Frosch- und Ctenophorenembryo zu ganzen Embryonen. DRIESCH's Auffassung erweist sich also, in ihre Consequenzen verfolgt, auch nicht als eine Vereinfachung.

Den Modus der Entwickelung einzelner Blastomeren zu Körperstücken denkt sich DRIESCH allerdings überaus einfach. Er sagt (Nr. 1, S. 306): „Bei Frosch und Ctenophore ist die Blastula eine Halbkugel, die eine Ordinate ist ein Durchmesser, die andere ist der auf ihr senkrechte Radius: daher bildet sich hier ein Halbembryo, denn in der anderen Hälfte des Ordinatenfeldes liegt gar kein Material, auf das dieses bestimmend wirken könne". Gewiss eine sehr einfache Art des Ent-

[1]) Dies ist ein Argument, auf welches ich besonderen Werth lege, da ich es nicht für wahrscheinlich halte, dass dieser neue Bildungsmodus ein so einfacher sein könne, wie ihn DRIESCH sich vorstellt, wenn auch die Auslösung desselben auf einfachen Verhältnissen beruhen kann (siehe Nr. 33, das „Nachwort").]

stehens eines halben Organismus, welche aber wohl auf einer entweder zu einfachen oder zu früh resignirenden Auffassung von der Entwickelung beruht.

II. Ueber die bei der Re- und Postgeneration nach Defecten und nach „sonstigen Störungen" anzunehmenden regulatorischen Mechanismen und differenzirenden Wechselwirkungen.

[**656**] Es sei nun meine Argumentation dem Leser zur Beurtheilung dargelegt; ich werde mich dabei nur über die bei der Re- und Postgeneration im Allgemeinen anzunehmenden Mechanismen etwas ausführlicher verbreiten.

In früheren und späteren meiner Arbeiten habe ich wiederholt die Probleme der Re- und Postgeneration berührt und mich in kurzen Bemerkungen über die dabei nöthigen Vorgänge ausgesprochen (s. S. 484 u. f.). Da ich jedoch nicht gerne mehr Hypothesen ausspreche, als für den gerade vorliegenden Zweck unbedingt nöthig ist, so habe ich es bisher unterlassen, meine bezüglichen hypothetischen Auffassungen ausführlicher darzustellen.

Jetzt dagegen ist es durch den Widerspruch O. Hertwig's und H. Driesch's gegen die Deutung meiner Versuchsergebnisse nöthig geworden, die Verschiedenheit der beiderseitigen Meinungen bis in ziemlich ferne Consequenzen hinein zu verfolgen, und dabei besonders auch die Mechanismen der Regeneration zu berücksichtigen.

Ich argumentire: da sich bei Fröschen, Ctenophoren, Ascidien und einem Seeigel *die **isolirten** ersten Furchungszellen zu einzelnen **Stücken** des Embryo entwickeln **können**, so ist zu vermuthen, dass sie dies auch unter **normalen** Verhältnissen, d. h. wenn **alle** Furchungszellen in **normaler** Weise beisammen sind, thun*[1]).

[1]) Dass die Entwickelung der isolirten Halbei-Blastomeren zu Halbembryonen unter den normalen Vorgängen sich vollzieht, dafür spricht, dass dabei aus jeder weiteren Theilzelle dieser Blastomere dasselbe Stück des Embryo hervorgeht, welches bei der normalen Entwickelung des ganzen Eies aus dieser gleichen Zelle gebildet wird.]

Dass bei den einen dieser Thiere früher, bei den anderen erst später die Ergänzung der Theilbildung beginnt, beruht auf früherer resp. späterer, durch den Defect bedingter erfolgreicher Activirung der Postgenerationsmechanismen. Die Thatsache der von mir beschriebenen Postgeneration steht über jedem Zweifel[1]).

Es scheint mir nach den obigen Darlegungen passender, dass wir auch die Ergänzung der typischen Halbbildungen der Echinodermen und Ascidien nicht nach Driesch blos auf zufälliges stärkeres Aneinandergleiten von Zellen, sondern auf Postgeneration, als Ausdruck der Thätigkeit auf die nachträgliche Herstellung des Ganzen gerichtete Mechanismen, zurückführen, [**657**] obschon die Ergänzung hier bereits auf der Blastulastufe stattfindet und mit dem Schluss der Defectränder beginnt. Für diese Annahme spricht besonders, dass dieselbe Art der Ergänzung, welche mit dem Schluss der Defectränder unter Bildung einer Blase beginnt, nach Nussbaum auch bei der Regeneration zerschnittener erwachsener Hydrae stattfindet[2]).

Dass Driesch neuerdings (nach privater Mittheilung) auch aus den acht unteren und aus den acht oberen Zellen des 16zelligen Echinodermen-Keimes eine ganze Gastrula erhielt, beweist weder für noch gegen die Specificität des entwickelten Theiles dieser Zellen etwas; sondern es bekundet nur, dass diese Zellen noch Voll-Postgenerationsplasson enthalten.

Ich habe nun weiterhin früher (S. 834 und 795) bereits die

1) Der Umstand, dass O. Hertwig die Postgeneration der Froschembryonen ebenso wie die vorher vorhandenen Halbbildungen nicht hat sehen können (s. Nr. 31), beruht nur darauf, dass er letztere verpasst hat oder richtiger, dass er nicht darauf gepasst hat, indem seine täglichen Beobachtungen, wie ich erfahre, durch je eine 17 Stunden lange Pause unterbrochen waren (s. Nr. 31, S. 255 Anm.). Und obschon seine Abbildungen unmittelbar zeigen, dass die von ihm erhaltenen, fast ganzen Embryonen nicht einem halben Ei, sondern fast dem ganzen Ei entsprechen, worauf sogleich von mir darauf hingewiesen wurde (s. Nr. 31, S. 255), haben doch viele Autoren sich durch seine bezüglichen, unzutreffenden Angaben irrleiten lassen.

[2) Rein zufälliges, also atypisches Gleiten der Zellen der halben hohlen Semiblastula würde wohl auch nicht einfach zum Schlusse des Randes der Oeffnung unter Erhaltung der Hohlheit führen, sondern viele Zellen würden dabei in das Innere gelangen, und mannigfache Unregelmässigkeiten in der Dicke der Wandung würden entstehen.]

Vermuthung ausgesprochen, ohne ihr die Begründung beizufügen, dass *wesentlich dieselben Mechanismen wie bei der Re- und Postgeneration auch ohne einen „Defect" in Thätigkeit treten, wenn*, sei es durch verzögerte Laichung, also durch innere Ursachen oder bei hochgradiger künstlicher Deformation der sich furchenden Eier, *die Furchung hochgradig abnorm verlaufen ist, derart, dass nicht zusammen passendes Kernmaterial, eventuell auch Zellleibmaterial in benachbarten Zellen neben einander sich findet*, somit gleich oder ähnlich, als wenn die richtig gebildeten (differenzirten) und gelagerten Zellen nachträglich durcheinander gebracht, also in ihrer „Anordnung" gestört worden wären.

Versuchen wir zur Begründung dieser Annahme jetzt uns vorzustellen, was für Correlationen bei der Re- und Postgeneration im Allgemeinen stattfinden müssen, und welches wohl das „auslösende Moment" dieser Vorgänge sein kann.

Bei der von mir beobachteten Postgeneration z. B. des Rückenmarkes eines Hemiembryo anterior zu dem eines ganzen Embryo (s. S. 500) müssen die am Defectrande und noch in einigem Abstand von demselben gelegenen Zellen Leistungen übernehmen, die sie unter normalen Verhältnissen nicht vollbracht haben würden; denn sie produciren eine hintere Körperhälfte. *Dabei müssen nicht blos „Umlagerungen", sondern auch „Umdifferenzirungen" schon differenzirter Zellen stattfinden*, wie bei der von mir neben der *Regeneration durch „Proliferation"* unterschiedenen *Regeneration durch „Umdifferenzirung"* (S. 836). Bei der Postgeneration einer fehlenden seitlichen z. B. linken Körperhälfte von einer rechten aus ohne Verwendung des Materiales der operirten Eihälfte (s. S. 796) hat principiell Aehnliches wieder in anderer Weise zu geschehen. Schneiden wir ferner zwei Hydrae, die eine etwas oberhalb der Mitte, die andere etwas unterhalb der Mitte quer durch, so schliesst zunächst jedes der vier Stücke den Wundrand durch Zusammenlegen desselben und regenerirt sich dann in einem Tage ohne Nahrungsaufnahme zu einer vollkommenen, aber dem Materialverlust entsprechend kleineren

Hydra. An den beiden grösseren Stücken wird bei diesen Experimenten die der ursprünglichen Mitte des Thieres entsprechende Zone in dem einen Falle den fehlenden Kopftheil im anderen den Fusstheil durch Umlagerung und Umdifferenzirung produciren.

[**658**] Es hängt also von der *Lage* des Defectes zum Ganzen resp. von der *Lage* der Zellen zum Defect ab, was aus den an der Re- und Postgeneration betheiligten Zellen hervorgeht.

Wodurch wird nun die Re- und Postgeneration „ausgelöst"?

Eine besonders aus Pathologen gebildete Gruppe von Autoren erblickt in dem durch den Defect hervorgebrachten Wegfall des Seitendruckes an der „Unterbrechungsfläche" (s. S. 498) das ursächliche Moment der Regeneration (s. S. 834). Bei der Hydra aber ist nach Schluss der Wundränder ebenso wie bei dem bereits überhäuteten Stumpf einer abgeschnittenen Extremität des Triton oder überhaupt gewöhnlich nach der Ueberhäutung eines Wunddefectes der Seitendruck wieder hergestellt und gleichwohl finden danach die specifischen Vorgänge der Regeneration: die Umdifferenzirung und Umordnung der bisher andersartig verwendeten und beschaffenen Zellen zu den fehlenden Organen, ohne oder mit gleichzeitiger Proliferation des Weiteren statt.

Der Wegfall des Seitendruckes könnte also blos für die erste Auslösung herangezogen werden, während für die Auslösung und Direction der folgenden Vorgänge ein anderes Moment in Anspruch genommen werden muss. Es ist wohl natürlicher, dieses zweite Moment, sofern es von Anfang an wirksam sein kann, auch für die erste Auslösung schon in Anspruch zu nehmen.

Es scheint mir auch ohne diese thatsächliche Widerlegung schon an sich wahrscheinlicher, dass die „*Auslösung*" *der Regenerations- und Postgenerationsmechanismen*, resp. die Activirung des Reserveidioplasson nicht durch solch ein qualitativ unwesentliches Moment, wie den blossen Wegfall des Seitendruckes an der Unterbrechungsfläche, sondern durch das Wesentlichste des Vorganges, durch den Wegfall der specifisch differenzirten

Zellen, und somit *durch das Fehlen normaler specifischer Nachbarschaftswirkungen oder mindestens durch Einwirkung abnormer Reize in Folge der neuen Nachbarschaft bedingt ist.*

Die Verminderung des Seitendruckes, also das Vorhandensein des zum Ersatz des Fehlenden nöthigen Raumes ist dabei nur in dem Falle als eine unerlässliche Vorbedingung, aber nicht als Ursache der Regeneration anzusehen, wo, wie bei den bereits voll entwickelten Individuen der höheren Organismen, wie bei uns, die Regeneration viel weniger unter Umdifferenzirung der bereits vorhandenen differenzirten Zellen des regenerirenden Gebildes als vorzugsweise unter Bildung neuer, besonderen Raum einnehmender Zellen, also unter Proliferation vor sich geht (s. S. 836). In diesen Fällen kann durch Wegnahme des durch den Defect gesetzten Raumes, z. B. durch Vernähung einer am Rumpfe gelegenen Defectwunde der Ersatz des fehlenden Stückes fast ganz gehindert werden. Doch ist bei diesen Organismen die Regeneration überhaupt quantitativ und besonders qualitativ gering, soweit sie nicht einfach in Activitätshypertrophie besteht.

[**659**] Nach dieser meiner Annahme findet in Folge des Fehlens der normalen Nachbarschaft oder in Folge der abnormen äusseren Einwirkungen zuerst am Defectrand, also an den die Unterbrechungsfläche begrenzenden Zellen eine Veränderung statt, die zuerst eine Weckung der Regenerationsmechanismen in ihnen veranlasst, der dann Umdifferenzirung und Umordnung dieser Zellen folgt.

Sobald und in dem Maasse als *eine Zellreihe verändert ist, wirkt* nun *sie selber* aus den gleichen Gründen, als es vorher geschah, *wie eine „Unterbrechungsfläche“* alterirend auf die bisher noch normale, vom Defectrand abgewendete nächste Reihe von Zellen; und solche Veränderungen schreiten dann stetig vom Defectrande aus fort.

Die Summe der zu einer Zeit noch nicht veränderten Zellen stellt den *Stammcomplex* von normal verbliebenen Zellen des Individuums dar. Dieser wird also eine Zeit lang stetig vom

Defectrande aus durch Umdifferenzirung verkleinert, bis in grösserer Entfernung vom Defectrande die Veränderung der Nachbarschaft so gering ist, dass sie nicht mehr auslösend wirkt. Bei relativ sehr grossen Defecten dagegen z. B. bei der Regeneration blos eines kleinen Stückchens der Hydra zu einem ganzen Thier kann der Stammcomplex zeitweilig vielleicht fast ganz (oder ganz?) schwinden, so dass vielleicht blos noch eine einzige Zelle dem Zustande des ursprünglichen entwickelten Individuums entspricht und die ihr entsprechende Nachbarschaft besitzt (s. S. 911).

Neben dem Ersatz des Fehlenden findet also bei der *Post- und Regeneration durch blosse „Umdifferenzirung“* eine sehr ausgedehnte Umbildung des Organismus statt. Dies ist ein Nachtheil der Methode, der um so bedeutender werden muss, je differenzirter der Organismus ist. Damit steht es vielleicht im Zusammenhang, dass die höher differenzirten Organismen Regenerationsweisen erworben haben, welche mit sehr starker „Proliferation“ bei entsprechend eingeschränkter Umdifferenzirung einhergehen, Mechanismen, die sich aber bei den höheren Organismen auch erst bethätigen, nachdem das Individuum diese entsprechend höhere Stufe seiner Entwickelung erreicht hat.

Zur Umgehung metaphysischer Vorstellungen habe ich angenommen (S. 842), dass bei der Regeneration in dem Regenerationsplasson, welches nach einem stattgehabten Defect allein noch das ganze Individuum, aber nur potentia repräsentirt, in Folge von Einwirkung des noch entwickelt und unverändert vorhandenen Theiles blos diejenigen Regenerationsmechanismen in Thätigkeit treten, welche das nicht mehr im entwickelten resp. unveränderten Zustande Vorhandene herzustellen vermögen. Ich muss daher annehmen, dass diese Regenerationsthätigkeit von dem im normalen resp. normaleren Zustande Vorhandenen aus bestimmt und fortwährend geleitet wird, wobei neben „seitlichen“ Wirkungen die „centrifugale“ Wirkungs-Richtung überwiegen wird, sofern man den vom Defectrand entferntesten Punct des Individuums als Centrum bezeichnet. Die genauere Bestimmung dessen,

[**660**] was zu „geschehen" hat, findet also vorwiegend in umgekehrter Richtung statt als die Ausbreitung der ersten „Anregung" zur Re- oder Postgeneration.

Ist die Fähigkeit zur Auslösung und Bethätigung von Regeneration nicht an alle Zellen gleich vertheilt, sondern giebt es besondere Zellen, welchen allein oder vorzugsweise die Auslösung und Leitung der Regenerationsmechanismen zukommt, wie z. B. vielleicht dem Schlundganglion der Schnecke bei der Regeneration des abgeschnittenen Kopfes, so liegen die Verhältnisse complicirter; doch eignet es sich nicht, dieselben bei unserer Unkenntniss des Thatsächlichen hier des Weiteren zu erörtern.

Verbleiben wir daher bei dem zuerst besprochenen, wohl wesentlich auf die Postgeneration unserer Halbbildungen passenden Fall, dass alle Zellen derselben Leibesschicht annähernd gleich stark zur Auslösung und Bethätigung der Regeneration befähigt sind, und dass die Regeneration überwiegend durch Umdifferenzirung erfolgt; dabei wird die verschiedene Art dieser Bethätigung im Einzelfalle blos von der speciellen Lage des Defectes und damit von der Lage der Zellen zu dem neuzubildenden Stück abhängen. Wir haben uns dann Folgendes vorzustellen:

Jede distal vom jeweiligen Stammcomplex gelegene Zelle wird von der proximal gelegenen, sei es direct oder indirect, differenzirend beeinflusst, unterliegt also der abhängigen Differenzirung; während sie selbst zugleich auf die mehr distal gelegene Zelle differenzirend wirkt. Ein Gleiches wird in geringerem Grade auch zugleich in seitlicher oder gar auch in umgekehrter Richtung stattfinden. In jedem folgenden Momente der Umdifferenzirung müssen diese Nachbarschaftsdifferenzen sich ändern, anfangs sich vergrössern, später kleiner werden, um schliesslich zu schwinden.

Dabei müssen die gröberen, formalen und daher sichtbaren Regenerationsveränderungen sich „successive" vom Defectrand ausbreiten, wie es den Thatsachen entspricht.

Die für unsere jetzige Hauptfrage wichtigste Thatsache ist bei den ganzen Vorgängen die, dass *regenerative Mechanismen* nicht

blos an den Defectrand begrenzenden Zellen, sondern *auch*, je nach der relativen Grösse des Defectes und in umgekehrtem Verhältniss zur Betheiligung von Proliferation an der Regeneration resp. Postgeneration *in mehr oder weniger grosser Entfernung von dem Defectrande und damit zum Theile auch in Zellen ausgelöst werden, welche ihre bisherige Nachbarschaft fast ganz oder ganz behalten haben;* nur ist diese Nachbarschaft als qualitativ geändert anzusehen.

Nur durch diese abnorme Qualität der Nachbarschaft ist es als vermittelt vorstellbar, dass (bei den niederen Thieren oder bei niederen ontogenetischen Entwickelungsstufen höherer Thiere) so lange Regenerationsthätigkeit ausgelöst und dirigirt wird, bis wiederum jede Zelle normale Nachbarschaft hat. [**661**] Die specielle Art und Wirkungsweise dieser regenerativen Vorgänge liegt zur Zeit weit ausserhalb des Vorstellbaren.

Auf wesentlich die gleiche Weise wie diese unter Umordnung und Umdifferenzirung von Zellen stattfindende Regeneration *kann* nun meiner Ansicht nach *auch ohne das Vorhandensein eines „Defectes“, bei den Eiern, welche in Folge von „Pressung“ sich hochgradig abnorm gefurcht haben, die Bildung eines normal gestalteten Embryo vermittelt werden.*

Bei diesen abnorm gefurchten Eiern liegt, wenn auch nur erst wenig differenzirtes, so doch in Folge der abnormen Furchung wohl nicht ganz zusammenpassendes Material neben einander; dann ist hier eine principiell ähnliche Sachlage vorhanden, wie bei der Regeneration in einiger Entfernung vom Defectrande. Es ist also anzunehmen, dass daher auch die gleichen Mechanismen, und zwar bei dem gleichen Material und nicht zu grossen Abweichungen gleichfalls bis zur Erreichung desselben Endproductes, d. h. eines normal gestalteten Embryo, thätig werden, resp. thätig bleiben. An den äusseren Formen der Gebilde kann man dies leider nicht erkennen; aber bekanntlich verläuft auch die Regeneration oft unter den äusseren Formen der normalen s. typischen Entwickelung, selbst bei der Entwickelung aus dem Stücke eines bereits hoch differenzirten Organismus unter Verwendung dieses „differenzirten“

Materiales, obgleich die inneren Vorgänge dabei nothwendig in mancher Beziehung wesentlich andere sein müssen, als bei der normalen Entwickelung aus dem nichtdifferenzirten Ei oder seinen, typische normale Vorstufen des zu Bildenden darstellenden Furchungszellen.

Da wir oben erfahren haben, dass thatsächlich bereits jede der beiden ersten Furchungszellen der Frösche, einer Ctenophore, Ascidie und eines Echinodermen erkennbar von der anderen verschiedene Gestaltungsfähigkeit hat, indem sie einen bestimmten, rechten oder linken halben Embryo bildet, und da beim Frosch bereits ebensolche Gründe für die gleiche Annahme bezügliche der darauf gebildeten vier Zellen vorliegen, so müssen wir auch bei der Verlagerung dieser Furchungszellen gegen einander in der eben dargelegten Weise damit rechnen.

Bei Driesch's und O. Hertwig's Annahme von der vollkommenen Gleichheit dieser ersten Furchungszellen müssen übrigens die normalen Entwickelungsvorgänge noch verschiedener von denen der Regeneration sein, obgleich sich beide unter denselben äusseren Formen vollziehen; Driesch's Schluss „von gleichen Producten auf gleiche Bildungsweisen" muss somit direct als unzutreffend bezeichnet werden; womit seine ganze weitere Schlussreihe ihre angebliche sichere Basis und damit ihre eigene Sicherheit verliert (s. S. 893).

Da wir somit mit denselben Mechanismen, welche wir für die Re- und Postgeneration anzunehmen triftigen Grund hatten auch die Entwickelung bei den gleichsam verlagerten oder nicht normal specificirten Furchungszellen „stark" (s. Nr. 29, S. 707) gepresster Eier ableiten können, also ohne eine besondere Annahme für diesen Fall zu machen, so scheint mir diese Ableitung [**662**] derjenigen Driesch's, welche ganz besondere Annahmen machen muss und sogar das fundamentale Princip „der Continuität der Gestaltungen von Anfang der Entwickelung an" (s. S. 913 und S. 869) durchbricht, vorzuziehen, ganz abgesehen davon, dass Driesch's und O. Hertwig's Auffassung mit unumstösslichen Thatsachen in directem Widerspruche steht. Meine Auffassung dagegen steht mit allen

bezüglichen bekannten Thatsachen im Einklang, ohne es nöthig zu haben, ihnen irgend Gewalt anzuthun.

Wer sich über die Sachlage genauer zu informiren wünscht, den ersuche ich, die in manchem Puncte ausführlichere Abhandlung Nr. 27 einzusehen.

Es erhellt, dass die dargelegte Auslösungs- und Bethätigungsweise der *Re- und Postgenerationsmechanismen* derart ist, dass diese Mechanismen *überhaupt durch „jede“ nicht unter der Reizschwelle liegende „Störung“ der Anordnung und Beschaffenheit von Zellen in Thätigkeit gesetzt werden müssen*, einerlei durch welche innere oder mechanische, chemische, thermische, electrische äussere Ursache diese Störung selber hervorgebracht worden ist. [Doch sind natürlich die reparatorischen Leistungen von der bei verschiedenen Lebewesen und ihren Organen und Geweben sehr verschiedenen Leistungsgrösse dieser Mechanismen abhängig.]

Immerhin verkenne ich nicht und habe ich nicht verschwiegen, dass auch das Besondere meiner Auffassung noch viele Probleme einschliesst; und ich erkenne an, dass der Widerspruch bei der Behandlung so fundamentaler und schwieriger Fragen an sich nützlich ist. Er vermindert aber seinen Nutzen und sein Verdienst, wenn er sich in apodictischen Aeusserungen und in Vergewaltigung der Thatsachen ergeht, statt alle Argumente, auch die der eigenen Auffassung widersprechenden, eingehends zu prüfen und gegen einander sorgfältig und möglichst objectiv abzuwägen. Ich hoffe, die Zukunft wird befinden, dass meinem eigenen Streben nach dieser letzteren Richtung hin der Erfolg nicht versagt war.

Da sich die Entwickelungsmechanik wohl fernerhin mehr und eingehender als bisher mit den wichtigen und schwierigen Problemen der Regeneration resp. Postgeneration zu befassen haben wird, so scheint es zeitgemäss, dass wir versuchen, uns die bezüglichen Vorgänge noch ein wenig genauer vorzustellen und die zu

Grunde liegenden *Correlationen mehr zu analysiren*; zumal *da auch unter „normalen“ Verhältnissen gleiche oder ähnliche Wirkungsweisen* [wenn auch in beschränkterer Localisation] *vorkommen werden*, [ganz abgesehen von den Verhältnissen bei den häufigen kleinen, noch als normal aufgefassten Variationen oder kleinen Störungen der Entwickelung, welche die Selbstregulationen auslösen (s. S. 911 und Nr. 31, S. 279)]. Ausserdem ist die genauere Erörterung nöthig, um die Aufstellung neuer Alternativen anzubahnen, über welche auf experimentellem Wege eine Entscheidung gewonnen werden kann.

Wir haben nach dem vorstehend Dargelegten bei allen regenerationsfähigen Organismen, soweit als die erörterten *Regenerationswechselwirkungen* der Theile gehen, neben den *functionellen* Wechselbeziehungen der Theile noch *gestaltliche* Wechselwirkungen der Theile untereinander als möglich anzunehmen. Während des Ablaufes der normalen Entwickelung kommen dazu noch die normalen ge- [**663**] staltenden Wechselwirkungen. Wie weit beide letzteren Wirkungsarten identisch, und worin sie von einander unterschieden sind, ist vorläufig nicht zu sagen. Aber beim Anfange der vollkommen normalen Entwickelung aus dem Ei nehmen die den regenerativen Wechselwirkungen entsprechenden Wirkungsweisen, wie es scheint, keinen so grossen gestaltenden Antheil, wenigstens nicht an dem Aufbaue des Organismus aus den einzelnen „Vierteln“, da jede der vier ersten Zellen sich eine Strecke weit zu einem besonderen Viertel des Embryo selbstständig entwickeln kann (siehe S. 454).

Da aber, wenn ein Stück des, wenn auch nur erst sehr wenig weit entwickelten aber immerhin bereits entsprechend differenzirten Ganzen fehlt, rascher oder langsamer die Mechanismen zur Ergänzung des defecten Entwickelten in Thätigkeit treten, *so müssen trotz dieser selbstständigen Entwickelungsfähigkeit der Viertel doch „gestaltliche*[1]*) Wirkungen“ zwischen diesen Theilen möglich sein.*

[1]) „Gestaltliche“ Wirkungen brauchen noch nicht „gestaltend“ zu sein; sondern die Bezeichnung gestaltliche Wirkungen soll hier nur eine Beziehung aus-

Von derartigen Wirkungen wissen wir aber nicht, wie weit sie im Allgemeinen schon *unter „normalen" Verhältnissen* stattfinden, oder ob sie überhaupt erst bei „Störungen": Defecten, Verlagerungen etc. actuell werden.

Ausserdem müssen ebenso räthselhafte *Beziehungen zwischen den „entwickelten Zellen" und dem von ihnen eingeschlossenen Regenerationsplasson s. Reserveidioplasson möglich sein*; diese werden vielleicht auch erst durch die Störung, durch die Veränderung, die das Fehlen eines Theiles, resp. die Anwesenheit abnormer Nachbarschaft setzt, geweckt.

Da *die typische Structur und Gestalt der Organe* sich aus sehr vielen einander *functionell gleichen Zellen* zusammensetzt, so *kann* das angedeutete *„gestaltliche Leben" nicht wesentlich an die beim „functionellen Leben" thätigen Qualitäten* den entwickelten Zellen *geknüpft sein;* sondern es müssen in functionell gleichen Zellen noch Verschiedenheiten vorhanden sein, welche in gewisser Weise und innerhalb gewisser Grenzen der *Lage* der Zellen unter den Nachbarn und dieser im ganzen Organ und eventuell des Organes im Organismus entsprechen.

Diese *„Lageeigenschaften"* entsprechen nun aber, wie ich oben (S. 891) für den auf früher Entwickelungsstufe sehr regenerationsfähigen Froschembryo dargethan habe, nicht einer einzigen „festen" räumlichen Lage jedes Theiles zu den anderen; sondern nicht unmittelbar benachbarte Zellen können, wie zu folgern war, ohne die wesentlichen Differenzirungsen erkennbar zu stören, sehr gegeneinander verschoben sein und ein sehr von der normalen Gestalt abweichendes, aber dieser Abweichung proportional im Innern normal ausgestaltetes Gebilde aus sich produciren. Dabei werden die Zellen selbst auch entsprechend deformirt sein, behalten aber, und das ist wohl das Bedingende, jede ihre nor-

drücken, welche eventuell gestaltend thätig werden kann; wie z. B. bei ganz normalen Verhältnissen manche Nachbarzellen, von blosser Druckwirkung abgesehen, sich vielleicht nicht gestaltend beeinflussen, aber doch in Wechselwirkungen stehen, durch deren Wegfall die Regeneration, also gestaltende Thätigkeit ausgelöst wird.]

male nächste berührende „Nachbarschaft“, resp. auch ihre normale „Continuität“ mit entfernteren Theilen.

Aus der bezüglichen Thatsache eben erschlossen wir, dass die gestaltlichen Beziehungen der Theile des Embryo nicht [**664**] wesentlich räumliche, an feste gegenseitige Lage in den drei Dimensionen des Raumes gebundene (s. S. 187, 204 u. 442), sondern wesentlich per contiguitatem et continuitatem vermittelte, von mir so genannte Nachbarschaftswirkungen sind, zu welchem auch eventuelle chemotactische (Nr. 32), electrische u. a. anscheinende Fernwirkungen gehören.

Wenn dagegen diese Nachbarschaftsbeziehungen gestört würden, dann würde auch die normale Gestaltungsthätigkeit selber gestört und dies erkennbar werden, soweit die Störungen nicht durch die Regenerationsmechanismen sogleich ausgeglichen werden.

Ich verkenne nicht, dass die oben S. 891 berichtete, der äusseren Deformation des Embryo „entsprechende“, Umgestaltung innerer Theile, welche sich nach dieser Auffassung einfach mechanisch aus der passiven „räumlichen“ Verlagerung bei Erhaltung der normalen Contiguität und Continuität der Zellen und aus den Druckwirkungen der wachsenden Theile auf einander ergiebt, auch unter Verwendung eines „mystischen“ Principes räumlicher Lagewirkungen aus den Aenderungen der Gesammtconfiguration abgeleitet werden kann; nur scheint es mir nicht angebracht, dies bei dem Vorhandensein der anderen Möglichkeit anzunehmen.

Wir wollen nun noch die verschiedenen gestaltenden Beziehungen unter den thätigen Theilen des Organismus etwas genauer präcisiren und behufs späterer Verwendung mit besonderen Bezeichnungen belegen.

Unter „*Differenzirung*“ verstehen wir dabei blos „*morphologische Veränderungen*“, also formale, structurelle sowie sogenannte qualitative [wie die chemischen Differenzen der Gewebe, die ja im Wesen auch structurelle sind], immer aber mehr oder weniger lange Zeit „bleibende“ (resp. bei fortschreitender Differenzirung eine Vorstufe anderer bleibender Aenderungen darstellende)

Veränderungen, im Gegensatz zu den blos *„functionellen“*, einer kurz vorübergehenden Leistung dienenden und danach sogleich wieder rückgebildeten Veränderungen (s. I, S. 321 u. 316 Anm). Da jedoch die rein functionellen Veränderungen bei längerer Dauer oder öfterer Wiederholung z. B. in Form der Activitätshypertrophie und der qualitativen functionellen Anpassung auch zu bleibenden, also morphologischen Veränderungen (somit zu Differenzirung) führen (s. Nr. 4 und 7), so fallen soweit auch an sich rein functionelle Correlationen in den Bereich unserer causalmorphologischen s. entwickelungsmechanischen Forschung.

Es sind zunächst die oben (S. 882) erörterten Unterscheidungen der Vorgänge der *Selbstdifferenzirung, differentiatio sui*, und der *abhängigen Differenzirung*, *differentiatio ex alio,* auf die dabei thätigen Theile zu übertragen (s. S. 16).

Als *Selbstdifferenzirungsgebilde* (Organe, Zellen oder active Zelltheile (letztere s. S. 83) resp. active Zellderivate) sind zu bezeichnen Gebilde, welche, resp. soweit sie aus in ihnen selber liegenden Ursachen sich verändern. Dabei ist abgesehen von nöthigen äusseren Einwirkungen, welche blos als Vorbedingungen aufzufassen sind, wie Zufuhr von Nahrung, Sauerstoff und Wärme; dies gilt also nur [**665**] sofern resp. soweit diese äusseren Einwirkungen nicht das specifische Verhalten: die Qualität, den Ort, die Zeit und Grösse der Veränderung bestimmen; die Zeit bestimmen sie nicht, wenn die bezügliche Veränderung nicht früher als normal stattfindet, obschon diese Vorbedingungen bereits früher erfüllt sind; den Ort nicht, wenn sie ausgedehnter verbreitet sind als die bezügliche Aenderung; die Intensität nicht, wenn trotz Schwankungen dieser äusseren Bedingungen die Grösse der Veränderungen nicht geändert wird; die Qualität nicht, wenn es sich um gestaltende Aenderungen handelt und bei sogen. qualitativen Aenderungen, wenn die Vorbedingungen nicht stoffliche, sondern blos thermische, mechanische etc. sind. Dagegen wird natürlich der Sauerstoff oder anderes Material, welches mit organischen Theilen in chemische Verbindung tritt, die Qualität dieser Verbindung mitbestimmen, wenn oft auch

nur zu einem verhältnissmässig kleineren Theile, als es bei anorganischen Verbindungen geschieht.

Als *abhängige Differenzirungsgebilde* sind Gebilde so lange resp. soweit zu bezeichnen, als ihre Veränderung ganz oder zu einem wesentlichen Theile, d. h. nach Art, Zeit, Ort oder Intensität der Veränderung, von ausserhalb des Gebildes bestimmt wird.

Sind Art, Ort, Zeit und Grösse der Veränderung eines Gebildes alle von aussen her bestimmt, ist also die Differenzirung desselben ähnlich wie die aus einem Marmorblock gemeisselte Gestalt vollkommen von den äusseren Einwirkungen abhängig, so kann dieser höchste Grad abhängiger Veränderung wohl als *passive Differenzirung* und das Gebilde als *passives Differenzirungsgebilde* bezeichnet werden.

Da Art, Ort, Zeit und Intensität einer Veränderung jedes durch eine andere Ursache bedingt sein und jede derselben entweder in dem betreffenden Gebilde selber liegen oder ihm von aussen zugeführt werden kann, so kann auch eine und dieselbe Veränderung in Bezug auf eine oder einige dieser Eigenschaften eine Selbstdifferenzirung und in Bezug auf andere zugleich eine abhängige Differenzirung des veränderten Gebildes sein, so dass wir *vollkommene* und *unvollkommene Selbstdifferenzirung*, *differentiatio sui perfecta et imperfecta* zu unterscheiden haben[1]). Durch diese vielen Möglichkeiten wird unsere Aufgabe der vollständigen Erforschung aller Ursachen jeder morphologischen Veränderung überaus schwierig und complicirt.

Ferner kommt es vor, dass „dasselbe Gebilde" sich nach einander bald mehr oder ganz durch Selbstdifferenzirung, bald mehr durch

[[1]) Eine Veränderung eines Gebildes, welche nach der einen oder einigen dieser vier Eigenschaften jeder Veränderung, z. B. nach ihrer Art, ihrem Ort von innen, nach anderer Eigenschaft z. B. nach Zeit oder Intensität von aussen bestimmt wird, kann als **„gemischte Differenzirung"**, **Differentiatio mixta**, von der „unvollkommenen Selbstdifferenzirung" unterschieden werden, welche letztere alsdann nur noch den Antheil innerer und äusserer Componenten bei der Veränderung blos nach einer und derselben dieser vier Eigenschaften jeder Veränderungen bezeichnen würde. Doch ist diese Distinction wohl zu fein, um auf allgemeine Verbreitung Aussicht zu haben, und vielleicht auch nicht unerlässlich nöthig.]

abhängige Differenzirung verändert; und dies nicht blos bei verschiedenen Veränderungen, sondern auch bei späteren, aber unter anderen Verhältnissen sich vollziehenden Wiederholungen scheinbar derselben Veränderung. Dasselbe Gebilde kann also bald Selbstdifferenzirungs-, bald abhängiges Differenzirungs-Gebilde, bald beides zugleich sein.

[**666**] So kann für die meisten Organe, z. B. Knochen, Muskeln, Drüsen eine erste Periode der Anlage und des „selbstständigen" Wachsens und Erhaltens von einer späteren Periode des „functionellen Lebens" unterscheiden, in welcher letzteren weiteres Wachsthum und dauernde Selbsterhaltung nur unter dem Einfluss der Ausübung der Function stattfinden: eine practisch z. B. besonders orthopädisch überaus wichtige aber gewöhnlich nicht berücksichtigte Verschiedenheit (s. I, S. 348 und II, S. 281).

Ferner ist oft die Gestaltung eines Organes theils von innen theils von aussen her bedingt.

So ist z. B. die Entwickelung der specifischen Structur der Leber wohl als Selbstdifferenzirung der Leber aufzufassen, die Leber also nach dieser Richtung hin ein Selbstdifferenzirungs-Gebilde; während ihre gleichzeitig ausgebildete äussere Gestalt bei gegebener Masse des Organes blos einen Abguss des Raumes zwischen den Nachbarorganen, also eine passive Differenzirung darstellt. Aehnliches gilt z. B. für Lungen und Nieren, weniger für Gehirn und Muskeln und zum Theil auch noch für die Knochen (s. I, S 734).

Im Gegensatz zu den in der Selbstständigkeit ihrer Differenzirung wechselnden Gebilden, den *temporären Selbstdifferenzirungsgebilden* und den *temporär abhängigen Differenzirungsgebilden* kann es nun Gebilde, z. B. Zellen oder Zelltheile, geben, welche stets der Selbstdifferenzirung unterliegen. Diese seien als *permanente Selbstdifferenzirungsgebilde*, ihr Gegentheil als *permanent abhängige Differenzirungsgebilde* bezeichnet.

Von Wichtigkeit ist ferner noch neben der Bezeichnung des abhängig differenzirten Gebildes die Bezeichnung des diese Thätigkeit ausübenden, resp. veranlassenden Gebildes.

Gebilde, welche auf andere differenzirend wirken, will ich *Anderdifferenzirungs gebilde* (z. B. Anderdifferenzirungszellen) nennen.

Die differenzirende Wirkung kann von einer gleichzeitigen oder eben vorausgegangenen, selbstständigen oder unselbstständigen Aenderung des differenzirend wirkenden Gebildes abhängen. Es ist aber auch denkbar, dass Gebilde auf andere differenzirend wirken, ohne sich selber dabei morphologisch zu verändern oder unmittelbar vorher verändert zu haben; solche Gebilde würden bei ihren gestaltenden Einwirkungen blos aufgespeicherte Energie verbrauchen, ohne ihre eigene Structur dabei zu ändern.

Selbstdifferenzirungsgebilde, welche, resp. so lange sie nicht auf andere differenzirend wirken, seien als Alleinselbstdifferenzirungsgebilde oder kürzer als *Alleindifferenzirungsgebilde*[1]) (z. B. *Alleindifferenzirungszellen*) bezeichnet.

Es wird ferner nöthig werden, den relativen Grad differenzirender Wirkungen verschiedener Gebilde (z. B. von Zellen oder Zelltheilen), welche Theile eines und desselben organischen Gebildes sind, zu unterscheiden.

[**667**] Die stärker differenzirend wirkenden Gebilde seien als Differenzirungs-Hauptgebilde (z. B. *Differenzirungs-Hauptzellen*), die schwächeren als Differenzirungs-Nebengebilde (z. B. *Differenzirungs-Nebenzellen*) bezeichnet.

Da z. B. nach Entfernung des Zellkerns der Zellleib der Protisten nicht regenerationsfähig ist, so weist dies darauf hin, dass dem Kern der Rang eines Differenzirungs-Hauptgebildes gegenüber dem Zellleib zukommt.

Schon bei der Beurtheilung der normalen Bildungsvorgänge wird es wichtig sein, die verschiedene Grösse des Wirkungsfeldes und der Wirkungsintensität der Differenzirungs-Hauptzellen und der Differenzirungs-Nebenzellen zu kennen.

Besonders wichtig wird aber diese Distinction unter abnormen Verhältnissen; denn dann wird oft eine directe Concurrenz

1) Dies sind wenig schöne Bezeichnungen, für welche ich gern in Vorschlag gebrachte bessere acceptiren würde.

zwischen den verschiedenen Anderdifferenzirungszellen vorkommen, in welcher gewöhnlich die Differenzirungshauptzellen über Differenzirungsnebenzellen, unter abhängiger Umdifferenzirung letzterer siegen werden. Doch ist es denkbar, dass auch ein Complex von Differenzirungsnebenzellen über eine oder einige, in seinen Wirkungsbereich gerathene Differenzirungshauptzellen siegt und sie der eigenen differenzirenden Einwirkung unterwirft.

Solcherlei Vorgänge müssen, wie wir oben (S. 898) sahen, in ausgedehntem Maasse bei der Re- und Postgeneration angenommen werden (s. auch S. 500 u. f.). Die dem Stammcomplex der zerschnittenen Hydra näher liegenden Zellen werden bei der wirklichen Regenerationsthätigkeit im Allgemeinen sich als Differenzirungshauptzellen zu den distalen Nachbarn verhalten; diese somit als Differenzirungsnebenzellen zu betrachtenden Gebilde werden aber gleichzeitig auf die weiter distalen, dem Defect näheren Zellen, als Differenzirungshauptzellen wirken; während vorher bei der Auslösung der Regeneration der Prozess der Umänderung die umgekehrte Richtung einschlagen musste.

Solche Wirkungen müssen meiner Meinung nach auch schon innerhalb der Breite der „normalen" Entwickelung in Folge der häufigen „Variationen" nöthig sein; dies kann der Grund der phylogenetischen Züchtung dieser regulirenden differenzirenden Wechselwirkungen gewesen sein (s. auch Nr. 31, S. 279). So habe ich schon vor Jahren beobachtet, dass nicht selten nach der dritten, wagrechten s. äquatoriellen Furchung des Froscheies die vier kleineren oberen Furchungszellen sich gegen die vier unteren grösseren um 20—45° verschieben, wodurch das obere Stück der ersten Furchungsebene, welche die Medianebene des Embryo darstellt, entsprechend gegen das grössere untere Stück verdreht wird. [Zu diesen Störungen gehört schon die Bildung der Brechungsfurche bei der zweiten Furchung (s. S. 351 Anm.) und die schon auf Seite 111 erwähnten nachträglichen Verlagerungen kleinerer Furchungszellen, ferner die Drei- statt Zweitheilung des Eies, wobei nach Born auch normale Embryonen entstehen[1]).]

[[1]) Jüngst hat V. von Ebner (Die äussere Furchung des Tritoneies und ihre Be-

Es schien mir aus den vor Jahren, etwa 1886, angestellten Beobachtungen hervorzugehen, dass bei diesen Verschiebungen der vier oberen Furchungszellen (s. S. 270) gegen die vier unteren die Medianebene des späteren Embryo der Richtung des „unteren“ Stückes der Furchungsebene folgte, wonach die unteren vier Zellen die Differenzirungshauptzellen bei dieser Bestim-
[**668**] mung, die oberen dagegen nur Differenzirungsnebenzellen darstellen würden [s. Nr. 31, S. 267].

Wird, wie bei sehr starker Pressung der Eier während ihrer Furchung wohl anzunehmen ist, die Abnormität in der Lagerung oder Beschaffenheit der Furchungszellen sehr stark, so können wir nicht ohne darauf gerichtete genaue Beobachtungen beurtheilen, welche Gruppe von Zellen die weitere Entwickelung überwiegend bestimmen wird; es ist aber nicht zu verwundern, wenn dabei die Medianebene nicht mehr mit einer der drei ersten Furchungsebenen zusammenfällt (s. S. 923 Anm. u. Nr. 31, S. 269).

Aehnliches kann mutatis mutandis bei den durch abnorme Wärme veranlassten Abnormitäten der Furchung (s. Nr. 6, S. 12) der Fall sein. Auch hier entzieht sich jedoch das Wesentliche des einzelnen Falles vorläufig unserer Beurtheilung, so dass zur Zeit dieses Beobachtungsmaterial weder zur Stütze für noch

ziehung zu den Hauptrichtungen des Embryo, in der Festschrift für A. Rollett 1893) Beobachtungen über starke, schon normaler Weise vorkommende Verschiebungen der Furchungszellen an Tritoneiern gemacht, wobei gleichfalls die Ebene der ersten resp. zweiten Furchung, die Medianebene überschritten wurde. Dieses häufige Vorkommniss kann aber, wie hier oben angedeutet, die Ursache der phylogenetischen Züchtung von Regulationsmechanismen gewesen sein, welche diese Störungen, sei es durch Umdifferenzirung oder zum Theil auch vielleicht durch nachträgliche Umordnung, wieder ausgleichen. Im letzteren Sinne spricht sich auch v. Ebner unter Berufung auf meine Beobachtungen in Nr. 32 aus. Die normalen Störungen selber sind, wie ich zeigen werde, zum Theil mechanisch bedingt. (Ueber die Bedeutung der Variationen der relativen Grösse der Furchungszellen für den formalen Charakter des Furchungsschema, siehe Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. II).

W. Patten (Artificial Modification of the Segmentation and Blastoderm of Limulus Polyphemus. Zool. Anz. 1894, S. 72 u. f.) fand sogar, dass die Eier von Limulus in der freien Natur, wo sie hin- und hergedreht werden, sich an der ganzen Oberfläche furchen, während sie in einer Glasschale, wo sie am Boden ankleben, sich nur auf der oberen Seite furchen.]

gegen eine der beiden einander entgegenstehenden Auffassungen verwendet werden kann.

Infolge dieser Correlationen ist es natürlich vielfach von der „Lage" der Zellen zu anderen Zellen abhängig, was aus ihnen wird.

Wenn abhängige Differenzirungszellen neben andere Anderdifferenzirungszellen zu liegen kommen, als es normal geschieht, so wird etwas Anderes aus ihnen als bei der normalen Nachbarschaft[1]).

Sofern ein Complex zusammenpassender Differenzirungsnebenzellen unter Umständen stärker differenzirend wirken kann, als eine geringere Anzahl oder einzelne Differenzirungshauptzellen, so kann bei Verlagerung letzterer neben oder unter erstere Zellen diese Lageänderung zur Folge haben, dass selbst aus Differenzirungshauptzellen etwas Anderes hervorgeht als unter normalen Verhältnissen aus ihnen entstanden wäre.

Neben diesen vielfachen differenzirenden Wechselwirkungen dürfen wir aber nicht ausser Acht lassen, dass complicirte „typische" Gestaltungen der Organismen nur von „typischen" Gestaltungen aus reproducirt werden können. Die *typische Wiederholung* organischer Gestaltungen *setzt* [von einfachen, auch im Anorganischen in gleicher Weise und aus gleichen Ursachen vorkommenden Gestaltungen abgesehen] *eine ununterbrochene Continuität typischer Gestaltungen* voraus.

Zum Wesen einer *typischen Gestaltung* eines Organismus gehört typische Beschaffenheit, typischer Ort und typische relative Zeit der betreffenden Gestaltung. Solche Gestaltung kann daher blos entweder aus „lauter" typisch beschaffenem und gelagertem Materiale oder zweitens, bei Verwendung atypisch beschaffenen oder gelagerten Materiales, unter dem bestimmenden gestaltenden Einfluss von Typischem auf dieses atypische Material hervorgebracht werden.

[1]) Oder mit anderen Worten: *das Schicksal nicht ganz selbstdifferenzirungsfähiger,* sondern irgendwie der abhängigen Differenzirung unterliegender *Zellen ist eine „Function der Lage" dieser Zellen zu anderen,* auf sie differenzirend wirkenden Zellen.]

Zum Beispiel kann aus Mesenchymzellen, welche atypische Bahnen gewandelt sind, typische Gestaltung nur unter dem gestaltenden Einfluss typisch gelagerter Zellen (der epithelialen Keimblätter oder des Mesenchyms) entstehen. Oder wenn FRIEDR. DREYER die Gestaltung des Radiolariengerüstes als durch die Kräfte der Blasenspannungen, also wesentlich einfach physicalisch bedingt auffasst, so müssen doch, soweit als diese Gestaltung in specieller [**669**] Beschaffenheit und Lage bei den Nachkommen in der gleichen Weise wiederholt wird, die diese typische Wiederholung bestimmenden Momente vererbte sein, [womit wiederum das wesentlich Bestimmende im Organismus selber liegt und der anorganischen Componente nur ein relativ untergeordneter Antheil zukommt].

Ueberblicken wir schliesslich die vorstehend behandelte Hauptfrage, so könnte es scheinen, der Kampf der Meinungen fände in letzter Instanz darüber statt, ob es wesentlich blos eine einzige Art der Entwickelung der Individuen giebt, aus welcher dann alle vorliegenden Thatsachen abgeleitet werden können, oder ob zwei wesentlich verschiedene Arten der individuellen Entwickelung vorkommen. Von der Vermehrung durch Knospung etc. haben wir in unserer Erörterung abgesehen (s. S. 843).

Es hat sich aber gezeigt, dass O. HERTWIG und H. DRIESCH „drei" wesentlich verschiedene Entwickelungsarten für dieselbe Species annehmen (s. S. 893) und zugleich mehrere Thatsachen verleugnen müssen, insbesondere die, dass man beim Frosch unter normalen Verhältnissen ausnahmslos bereits vor der ersten Furchung die drei Hauptrichtungen des Embryo bestimmen kann, sowie dass man sicher vorhersagen kann, ob eine der beiden ersten Furchungszellen nach Zerstörung der anderen Zelle einen rechten oder linken, vorderen oder hinteren halben Embryo liefern wird. Diese Auffassung kann demnach nicht richtig sein.

Die verschiedenen, nicht von einer einzigen Bildungsweise ableitbaren Thatsachen haben mich dagegen veranlasst, zwei ent-

sprechend verschiedene Bildungsmodi aufzustellen (s. S. 811 und 843):

Erstens einen Bildungsmodus für die normale Entwickelung, den ich als Modus der directen s. *typischen Entwickelung* bezeichnete, weil er typisch verläuft; derselbe ist, von speciellen Einzelheiten abgesehen, besonders durch hochgradige Selbstdifferenzirung einiger oder vieler „Theile" des gefurchten Eies, resp. Theile des Embryo charakterisirt und stellt von Anfang an ein typisches System bestimmt gerichteter differenzirender Vorgänge dar, welches in festen Beziehungen zu den Hauptrichtungen des späteren Embryo steht.

Zweitens den Modus der indirecten *s. atypische s. regulatorische Entwickelung*, welcher bei unserer früheren Kenntniss blos für die Re- und Postgeneration anzunehmen war, dem sich aber, wie oben dargelegt, auch die Entwickelung bei hochgradig abnormer Furchung nach sehr starker Pressung der Echinodermen- und Froscheier und bei sonstigen Störungen einfügt. Diese atypische Entwickelung ist im Gegensatz zu ersterer charakterisirt durch entsprechend atypischen aber von einem stets vorhandenen, wenn auch nur kleinen, „typischen" Theile aus geleiteten Verlauf und wird vermittelt durch hochgradige regulirende gestaltende Correlationen der Theile unter einander.

Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass beiden Entwickelungsarten mannigfache Arten von Correlationen gemeinsam sind; im Gegentheil die *normale s. typische Entwickelung bedarf bei den häufig vorkommenden kleinen Abweichungen sogar der „regulirenden" Correlationen; so kommen auch bei beiden Entwickelungsarten Umdifferenzirungen von bereits Differenzirtem vor.*

[**670**] Soweit es angemessen ist, für verschiedene Ursachen auch verschiedenes Material, also für verschiedene Energie auch verschiedenen Stoff als Sitz resp. Quelle derselben anzunehmen, nehme ich zweierlei Hauptbildungsstoffe an; das *Idioplasson der typischen Entwickelung*, welches gewöhnlich durch die Befruchtung, bei Parthenogenesis durch ein anderes,

unbekanntes Moment, activirt wird; und das *Idioplasson der atypischen Entwickelung* (s. *Reserveidioplasson*) welches bei der typischen Entwickelung zeitweise, besonders am Beginn der individuellen Entwickelung, qualitativ halbirt, später bei manchen Thieren zeit- und theilweise qualitativ ungleich getheilt wird, und welches erst durch einen Defect an dem bereits mehr oder weniger entwickelten Ganzen oder durch Störung der Anordnung oder Qualität der entwickelten Theile activirt wird.

Normaler Weise herrscht das Idioplasson der *typischen* Entwickelung über die nicht selbst differenzirungsfähigen Theile des Eies. Ist das Reserveidioplasson activirt, so vermag es als temporäres Differenzirungshauptplasson die Herrschaft über bereits Differenzirtes zu übernehmen und Umdifferenzirung desselben zu veranlassen[1]).

Wir wollen versuchen, noch einen etwas weiteren Einblick in das Wesen der beiderseitigen Auffassungen zu gewinnen, indem wir die zu Grunde liegenden Verschiedenheiten vom Ontogenetischen in's Phylogenetische zurückverfolgen und sie auf die Entstehung der Metazoen aus den Protisten anwenden.

Die *Protisten* sind gleich der befruchteten Eizelle der Hauptsache nach vollkommen selbstdifferenzirungsfähig, denn in demselben Tümpel, also unter wesentlich denselben äusseren Bedingungen, entwickeln sich die verschiedensten Protistenformen neben einander, jede in ihrer typischen Weise. Auch Protisten sind einer directen s. *typischen* Entwickelung, ausgehend von einer bestimmten Art der Selbsttheilung des encystirten, vereinfachten Individuums fähig; daneben kommt allgemein die Regeneration des entwickelten Individuums, sei es nach typischer Selbsttheilung desselben oder nach zufälligem Defect

[1]) *Von beiden Idioplassonarten vermuthe ich, dass, so lange sie ruhen, also soweit sie nicht activirt sind, sie vorzugsweise im Zellkern angehäuft sind* und dass, soweit letzteres der Fall ist, ihre richtige Vertheilung bei der Zelltheilung durch die indirecte Kerntheilung bewirkt wird.]

vor. Die Verschiedenheiten zwischen beiden Entwickelungsarten mögen dabei quantitativ viel geringer sein als bei den Metazoen; qualitativ aber besteht wieder der Gegensatz zwischen typischer Entwickelung des typisch Differenzirten aus einem Einfacheren einerseits und Ergänzung eines in bestimmter Weise Differenzirten aber atypisch Defecten von dem bereits differenzirten Zustande aus. Wir haben also auch in diesen Fällen schon die oben (S. 916) unterschiedenen zwei Arten von Idioplasson anzunehmen.

Ein vielzelliges Wesen, *ein Metazoon*, konnte aus diesen einzelligen selbstdifferenzirungsfähigen Protisten entstehen, indem die Nachkommen einer Zelle zusammenblieben und sich dabei, wohl zunächst an den Berührungsflächen, nicht mehr so voll aus differenzirten, wie es beim einzelnen Freileben jeder Zelle geschah. Also durch das Zusammenbleiben wurde veranlasst, dass sich jede der gleichwerthigen Zellen nicht mehr zu einem „Ganzen" entwickelte. Vielleicht war eine ähnliche Vorstellung die erste Veranlassung zu der Ansicht O. Hertwig's.

[**671**] Für die hochentwickelten Metazoen indess, für welche O. Hertwig (s. 7 u. 8) diese Entwickelungsart behauptet: für Amphibien und Echinodermen wie auch für Ctenophoren, Ascidien und Amphioxus ist die Sachlage meiner Meinung nach eine wesentlich andere.

Wir dürfen nicht annehmen, dass alle die Eigenschaften dieser hochentwickelten Thiere blos durch „Hemmung" der Ausbildung von Eigenschaften der Protisten, also durch Rückbildung entstanden sind; das würde zu der Auffassung führen, dass wir blos degenerirte Protisten seien. Im Gegentheile, diese Entwickelung geschah, wenn auch auf Kosten der Vielseitigkeit der einzelnen Zellen jedenfalls durch Erwerbung vieler neuer Eigenschaften: der specifischen Gewebsqualitäten und neuer typischer Gestaltungen durch den Aufbau aus vielen Zellen.

Wir stehen somit nun auf's Neue vor der Frage, auf was für allgemeinen Entwickelungsmechanismen die der Ausbildung dieser

Qualitäten und Gestaltungen zu Grunde liegenden Mechanismen beruhen. Denkbar sind sehr verschiedene Weisen, wenn auch ihre Zweckmässigkeit sehr ungleich ist; und alle werden mit „Selbstregulation“ innerhalb gewisser Breite behufs Correction unausbleiblicher Störungen arbeiten müssen. Wir wollen aber ermitteln, was thatsächlich geschieht.

Beim Beginn meiner entwickelungsmechanischen Studien habe ich deshalb die bezüglichen Möglichkeiten: Correlation, Selbstdifferenzirung und Combinationen beider erörtert und dann experimentell Schritt für Schritt den Antheil jedes beider Principien an der wirklichen Entwickelung bereits eine Strecke weit geprüft. O. Hertwig dagegen hat sich bei seinem jüngsten, ersten entwickelungsmechanischen Versuch unter Uebergebung der bereits vorliegenden Thatsachen sogleich apodictisch und ausschliesslich für die absolute Correlation „aller“ der Theile des Eies unter einander ausgesprochen.

Durch sehr frühzeitige Auslösung der Postgenerationsthätigkeit nach dem experimentellen Eingriff wird die gesonderte Prüfung der normalen s. typischen Entwickelung bei manchen Thieren, so bei Echinodermen und Amphioxus, sehr erschwert; während Frösche und Ctenophoren den Verlauf der „typischen Entwickelung“ eine grössere Strecke weit für sich zu verfolgen gestatten und daher für unser bezügliches Studium sich mehr eignen und zuverlässigere Schlüsse gestatten als erstere Thiere, auf deren Verhalten sich H. Driesch vorwiegend, genau genommen ausschliesslich stützt[1]).

[1]) Während der Drucklegung vorstehender Mittheilung sind neue entwickelungsmechanische Studien H. Driesch's, Nr. VII—X (in den Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, Bd. XI, Heft 1. u. 2) erschienen. [In denselben hat der Autor einige seiner Ansichten in etwas den meinigen sich nähernder Weise modificirt.]

Literatur.

1. Driesch, Hans, Zur Theorie der thierischen Formbildung. Biol. Centralbl. 1893, S. 296—312.

2. Derselbe, Entwickelungsmechanische Studien I und II. Zeitschr. für wiss. Zoologie LIII, 1, 1891.

3. Selenka, Emil, Studien über Entwickelungsgeschichte der Thiere. Heft II: Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883.

4. Fiedler, Karl, Entwickelungsmechanische Studien an Echinodermeneiern. In der Festschr. d. Univers. Zürich für die HH. von Naegeli und von Kölliker. Zürich 1891.

5. Barfurth, Dietrich, Halbbildung oder Ganzbildung in halber Grösse. Anat. Anzeiger 1893, Nr. 14.

6. Driesch, H., Entwickelungsmechanische Studien III—IV. Zeitschrift für wiss. Zoologie LV. 1, 1892.

7. Hertwig, Oscar, Urmund und Spina bifida. Arch. f. micr. Anatomie. Bd. 39, 1892

8. Derselbe, Aeltere und neuere Entwickelungstheorien. Rede. Berlin 1892.

Nr. 29.

Ueber die ersten Theilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo.

1893.

Anatomischer Anzeiger. Bd. VIII. 1893. Nr. 18.

Inhalt.

	Seite
Compression sich furchender Eier:	921
zwischen horizontalen Platten	922
zwischen verticalen Platten	922
Künstliche Asyntaxia medullaris totalis	922
Beziehung zwischen den ersten Furchen und der Medianebene des Embryo	923
Künstliche Bestimmung der Lage des Urmundes	925
Entwickelung bei hochgradiger Deformation des gefurchten Eies	926

[**605**] Unter dem obigen Titel hat O. Hertwig jüngst eine Mittheilung in den Sitzungsberichten der Königl. preussischen Academie der Wissenschaften publicirt, in welcher er über bezügliche Versuche berichtet.

Diese Versuche bestehen in passiven Deformationen des Eies durch Pressung zwischen wagrechten oder senkrechten Platten oder durch Aspiration in Röhren [s. oben S. 302]; dabei wurde zunächst auf die Beeinflussung der Richtung der ersten Furche geachtet, darauf des Weiteren der abnorme Verlauf der Furchung festgestellt; und in besonderen Versuchsreihen wurde die Richtung der ersten Furchung markirt,

um nach dem Auftreten der Medullarfurche prüfen zu können, ob ihre Richtung in der von mir für normale Verhältnisse ermittelten (s. Nr. 16) festen Beziehung zu der ersten Furchungsebene steht.

Es soll sich dabei um die wichtige Frage handeln, ob durch die ersten Furchungen bereits das specifisch beschaffene Material für die „typische“ Entwickelung (s. S. 811 und 915) der rechten und linken, resp. der cephalen und caudalen Haupttheile des Körpers fest geschieden wird.

Zu dieser vorläufigen Mittheilung Hertwig's möchte ich gleichfalls einige Worte vorläufig bemerken.

Zunächst habe ich zu erwähnen, dass ich ganz dieselben Versuche ohne Ausnahme in den Jahren 1885--1887 (s. S. 445 Anm.) (neben anderen bereits [**606**] publicirten) wiederholt angestellt habe. Ich habe ihre Ergebnisse bisher aus zwei Gründen nicht im Speciellen publicirt: einmal, weil die Ergebnisse nichts enthielten, was nicht schon in den von mir in den Jahren 1883 und 1884 angestellten und publicirten Fundamentalversuchen (Nr. 16 und 20) im Wesen enthalten gewesen wäre; deshalb schien mir die Publication nicht so eilig; zweitens hatte ich das gewonnene Versuchsmaterial zu einer grösseren Arbeit für eine eventuell sich meldende jüngere Kraft bestimmt; es sollte unter Microtomirung und Reconstruction durch Plattenmodellirung Genaueres über die von mir, auf Grund der 1884 angestellten Versuche bereits in Nr. 20 ausgesprochenen Beziehungen (s. S. 302) zwischen der Gestalt der Protoplasmaanhäufung und der Richtung der Kernspindel ermittelt werden; andererseits sollten die bei Deformation des gefurchten Eies vielleicht vorkommenden Aenderungen der inneren Entwickelungsvorgänge studirt werden.

Nachdem sich bis jetzt niemand für die Bearbeitung dieses Materials gefunden hat (wohl weil in Oesterreich keine Doctorarbeiten gemacht werden), und da jetzt die bezüglichen Fragen wieder beregt worden sind, werde ich die Ergebnisse meiner damaligen Versuche demnächst so weit publiciren, als sie durch äussere Besichtigung der Objecte und die früher schon vorgenommene Microtomirung einiger Serien mir bereits bekannt sind. Ich glaube dabei das Erscheinen von O. Hertwig's definitiver Abhandlung nicht abwarten zu müssen,

da mein Versuchsmaterial so reich ist, dass O. Hertwig in dem einen Frühjahre dieses Jahres kaum etwas gesehen haben dürfte, was mir im Laufe mehrerer Frühjahre nicht vorgekommen wäre (s. Nr. 31).

Ueber die Resultate O. Hertwig's will ich, gestützt auf die meinigen, jetzt blos Weniges bemerken.

Bei Compression der Eier zwischen zwei horizontalen Platten kommt die dritte, normaler Weise äquatoriale Furchung nicht, wie Hertwig angiebt, in Wegfall; sondern sie wird um eine Furchung verschoben (vergl. auch S. 329); es findet (wie ich früher schon berichtet habe) als dritte eine verticale, annähernd radiäre Theilung statt, und ihr folgt, wie bei der gleichfalls platten Keimscheibe meroblastischer Eier, an den hier abgeplatteten Froscheiern eine senkrechte, aber annähernd tangentiale s. circuläre Theilung, die der sonst wagrechten dritten Furche wohl im Hauptsächlichen entsprechen kann [1]).

Durch bis zur Entwickelung der Medullarwülste anhaltende starke Pressung der Froscheier zwischen parallele verticale Platten gelingt es, das seitliche Herabwachsen der Urmundslippen ganz zu verhindern; die Medullarwülste formiren dann einen den Aequator [**607**] des Eies rings umziehenden Gürtel (künstliche Asyntaxia medullaris totalis) [s. S. 89 u. 526].

Bezüglich der von mir für nicht deformirte also „normale" Eier ausgesprochenen ursächlichen Beziehungen zwischen den ersten Furchungen und der Medianebene des Embryo, insbesonders bezüglich des Zusammenfalles der ersten oder zweiten (bei Pressung

1) Auf der Versammlung der Anatom. Gesellsch. zu Strassburg im Mai 1894 machte ich in der Discussion zu einem bezüglichen Vortrage E. Ziegler's folgende Mittheilung (siehe Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1894, S. 153): „An Eiern von Bombinator igneus, welche nach der Befruchtung zwischen wagerechte Platten gepresst worden waren, sah ich nach den beiden ersten, senkrechten, rechtwinkelig zu einander stehenden Furchen bei der dritten Theilung statt der von Ziegler erhaltenen Theilung in senkrechter radiärer Richtung gleichfalls senkrechte Furchen auftreten, welche aber die Peripherie des Eies nicht erreichten, sondern die beiden früheren Furchen schräg oder quer verbanden und daher bei ihrer gleichzeitigen verticalen Stellung in ihrer Richtung mehr der normalen dritten, äquatorialen Furche der meroblastischen Eier entsprachen. Diese Verschiedenheiten in den Befunden sind wohl von Verschiedenheiten in dem Grade der Pressung und in der relativen Menge des Bildungs- und Nahrungsdotters, d. h. von der durch diese Componenten bedingten „Gestalt des Bildungsdotters" der betreffenden Furchungzellen abhängig".

zwischen senkrechten Platten der ersten oder dritten)[1]) Furchungsebene mit der Medianebene des Embryo hat O. Hertwig aus den Versuchs-Ergebnissen seiner abnorm behandelten Eier keine Bestätigung meiner Auffassung entnehmen können, schliesst aber, dass sich das „Fehlen“ dieser unter normalen Verhältnissen beobachteten ursächlichen Beziehung auch für die normalen Verhältnisse ergeben habe.

Dem entgegen haben meine, denen Hertwig's äusserlich gleichenden Versuche eine sichere Bestätigung meiner für die „normale“ Entwickelung aufgestellten Auffassung auch für manche abnormen Verhältnisse ergeben (s. auch Nr. 31, S. 266].

Ueber die Ursachen dieser Differenz bin ich nicht im Zweifel. Abgesehen von den Verschiedenheiten, welche wie erwähnt durch die Ungleichheit in der Stärke der Pressung bedingt werden können, schliesst die bei diesen Versuchen angewendete Methode der Zwangslage viele Fehlerquellen ein, welche man erst nach vielen, wohl kaum in einem einzigen Frühjahr zu erwerbenden Erfahrungen alle kennen und theilweise vermeiden, theilweise in ihrer Wirkungsweise und Grösse richtig beurtheilen lernt. Es giebt keine Fehlerquelle, welche zu veranlassen vermöchte, dass die Anlage der Medullarwülste parallel den zur Zeit der ersten Furchungen auf einen den pressenden Glasplatten angeklebten Zettel gemachten Strichen erfolge. Wohl aber wird jede Fehlerquelle Abweichungen von dieser Rich-

1) In den Fällen von so starker Pressung zwischen senkrechten Platten, dass die dritte Furchung auch noch rechtwinkelig zu den Platten und erst die vierte Furchung zu ihnen parallel steht, wo aber die Medianebene gleichwohl die Richtung dieser Platten hat oder ihr nahe steht, können wir nicht mehr normale, s. typische Entwickelung annehmen, für welche meine Sätze von den „festen“ Richtungsbeziehungen, d. h. von dem „directen“ Causalnexus zwischen den ersten Furchungen und der Medianebene des Embryo und von der „Sebstdifferenzirung“ der ersten Furchungszellen aufgestellt und erwiesen worden sind. In diesen Fällen müssen, ebenso wie bei den starken Verlagerungen der Furchungszellen an Seeigeleiern durch Driesch, wie ich schon (S. 834) ausgesprochen habe und des Weiteren darthun werde (S. 901 u. 912), Mechanismen in Thätigkeit treten, wie sie bei der Post- und Regeneration auch thätig sind, Mechanismen, welche das Wesen der von mir der typischen Entwickelung gegenübergestellten „atypischen“ Entwickelung ausmachen.

tungs-Coincidenz hervorbringen; und das Erste, was man bei diesen Versuchen erhält, sind daher stets die [**608**] Abweichungen, bis bei Vervollkommnung der Technik und der Beurtheilung die Constanz allmählich hervortritt.

Da ich trotz dieser ungünstigen Umstände schliesslich 80 Procent Uebereinstimmungen erhalten habe, so ist an einer „causalen Beziehung" zwischen den Richtungen der ersten Furchungen und der Medianebene des Embryo auch unter diesen abnormen Verhältnissen geringer Pressung nicht zu zweifeln[1]).

Diese Versuche schliessen sich also bestätigend und erweiternd an meine früheren Versuche mit normal gehaltenen, sowie mit blos durch Trockenhaltung (wobei, aber erst später, auch immer erhebliche Deformationen stattfinden) in Zwangslage gehaltenen Eiern an, welche letzteren einen höheren Procentsatz von Uebereinstimmungen zwischen erster resp. zweiter Furchungsebene und der Medianebene ergaben, sowie an die Resultate der Eioperationen an, wobei nach Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen des Frosches die andere Zelle sich genau zu einem rechten oder linken halben Embryo

[1]) Es bleiben also 20 % Abweichungen unter diesen hochgradig abnormen Verhältnissen. Auf Seite 330 und 398 habe ich schon bei einfacher Zwangslage von 12 Abweichungen berichtet, und betont, dass festzustellen ist, ob dieselben thatsächliche Abweichungen sind oder auf Versuchsfehlerquellen beruhen.

Da nun jüngst auch G. Born (Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anatom. Anz. Bd. 8, 1893, S. 610—627) bei besonders darauf gerichteter Aufmerksamkeit solche Abweichungen gefunden hat, so scheint also bei hochgradig abnormen Verhältnissen eine Abweichung von der Coincidenz der Medianebene des Embryo mit einer der beiden ersten Furchen in der That vorzukommen (s. S. 349), wofür ich schon S. 896 u. f. und 912 eine Erklärung gegeben habe.

Die überwiegende Procentzahl der Uebereinstimmung bekundet jedoch, dass auch unter diesen Verhältnissen noch eine „causale Beziehung" besteht; die Abweichungen dagegen bekunden, dass die Beziehung nicht mehr so „fest" ist, als unter normalen Verhältnissen (s. S. 349).

Vielleicht ist die Abweichung der Medianebene des Embryo von einer der ersten Furchungsebenen bei Eiern, welche während der ersten Furchungen gepresst wurden, umso grösser und häufiger, je stärker die Pressung und damit die Abweichung von der normalen Furchung war und je abnormer daher die Configuration des Nahrungs- und Bildungsdotters ist, welche ja nach meinem Nachweis (S. 400 und 409) die Lage der Kopf- und Schwanzseite bestimmt (siehe auch Nr. 31, S. 266).]

entwickelte (was neuerdings von BARFURTH am Axolotl [diese Zeitschr. S. 497] bestätigt worden ist).

Ich zweifle nicht, dass O. HERTWIG, wenn er, gleich mir die bezüglichen Versuche drei Frühjahre nach einander bei nicht zu starker Pressung [und sorgfältiger Beobachtung, s. S. 895 Anm.] wiederholt haben wird, auch zu denselben Resultaten gekommen sein wird. Das Gleiche gilt übrigens in gleicher Weise bezüglich mehrerer anderer von mir gemachter Versuche, insbesondere von der künstlich localisirten Befruchtung, welche vielleicht nun auch nachgemacht werden, nachdem man angefangen hat, sich mit diesen früheren Versuchen von mir zu beschäftigen. Ich werde in meiner angekündigten Abhandlung die Fehlerquellen der auf unser vorliegendes Thema bezüglichen Versuche und die Art ihrer Elimination oder Minderung angeben.

Schliesslich bemerkt HERTWIG: „Es schien mir möglich zu sein, durch experimentelle Eingriffe den Ort der ersten Urmundsanlage beeinflussen zu können, nämlich dann, wenn man die comprimirenden Glasplatten schräg geneigt aufstellt.“ Von 16 Eiern entstand dabei fünfzehnmal die erste Urmundanlage an dem oberen Theil der schrägstehenden Peripherie des Dotterfeldes.

Diese Lage der ersten Urmundsanlage ist für normale Verhältnisse zuerst von mir 1883 an Rana esculenta (s. S. 113, 164 u. 342), und die Möglichkeit der künstlichen Bestimmung durch erzwungene schiefe Eistellung darauf von PFLÜGER im Jahre 1883[1]) entdeckt und sicher nachgewiesen und bereits 1884 von G. BORN und mir bestätigt gefunden worden[2]) [und ich habe dasselbe ohne Zwangslage durch künstlich localisirte Befruchtung an der der Befruchtungsseite des Eies gegenüberliegenden Seite hervorgebracht, s. S. 357 u. f. und 409].

Während der Entwickelung dieser Eier, welche vom Anfang an in abnormer Lage oder Form erhalten worden sind, entstehen sehr häufig [gleich wie bei den operirten Eiern (siehe Nr. 18) als Zeichen abnormer Vorgänge] abnorme, aber blos locale Auswüchse, welche

1) Ueber den Einfluss der Schwerkraft etc. II. Abhandlung S. 56. PFLÜGER's Arch. Bd. 32.

2) Trotz obenstehender Berichtigung schreibt H. DRIESCH (analyt. Theorie der Entwickelung, Leipzig 1894) neuerdings diese Entdeckung O. HERTWIG zu.

später wieder schwinden [Zeichen des stattfindenden Ausgleichs durch regulatorische Vorgänge]. Gleichwohl zeigen (abgesehen von den, von mir ebenfalls [**609**] verfolgten Störungen durch den mit diesen Versuchen in höherem oder geringerem Grade verbundenen Luftmangel) auch bei stärkerer Abplattung, Verbiegung oder Faltung der „Blastula" und „Gastrula", sofern nur der allerdings häufig ausbleibende Urmundschluss richtig vor sich gegangen ist, die daraus hervorgegangenen Embryonen selbst bei stärkster Verbiegung derselben bis zur Berührung von Kopf und Schwanz in ihren Organen sich äusserlich und innerlich so normal angelegt, als ob die Entwickelung unter den normalen äusseren Formen stattgehabt hätte, und der Embryo erst nach Anlage dieser Organe nachträglich allmählich so verbogen worden wäre. Daraus geht hervor, dass die normalen Entwickelungsvorgänge nicht an eine typisch feste Lagerung der Theile zu einander im Raum gebunden sind, sondern dass sehr erhebliche Abweichungen von der normalen räumlichen Anordnung der Theile zulässig sind [s. S. 187, 192, 891 und 905].

H. Driesch, welcher gleich O. Hertwig ein Gegner meiner Auffassungen von den ersten Furchungen des Eies als qualitativen Scheidungen des zur typischen Entwickelung der einzelnen Körperviertel dienenden Eimateriales und von der normalen Selbstdifferenzirung dieser ersten Furchungszellen zu entsprechenden Vierteln des Embryo ist, hat gleichfalls neuerdings (Biolog. Centralbl., Nr. 9) Einwendungen publicirt. Dieselben beruhen jedoch, wie ich gelegentlich darthun werde, zum Theil auf thatsächlichen Irrthümern, zum wesentlichsten Theile auf einer petitio principii (s. Nr. 28).

Nr. **30.**

Ueber richtende und qualitative Wechselwirkungen zwischen Zellleib und Zellkern.

1893.

Zoologischer Anzeiger. 1893. Nr. 432.

[**1**] Da die Wechselwirkungen zwischen Zellleib und Zellkern neuerdings mit Recht mehr Beachtung und Studium finden, so will ich darauf hinweisen, dass bereits früher einige solche Beziehungen von mir ermittelt worden sind, was den neueren Bearbeitern dieses Themas entgangen zu sein scheint, da sie blos einen untergeordneten Theil meiner Angaben berücksichtigen.

Auf Grund im Frühjahr 1884 angestellter Versuche habe ich 1885 die Auffassung ausgesprochen (S. 303), dass aus der „Gestalt der Protoplasmaanhäufungen" bei den Ei- und Furchungszellen eine bestimmte richtende Wirkung auf die Kernspindel folgt und dass speciell aus einer symmetrischen Gestalt unter Umständen zwei Prädilectionsrichtungen der Kerneinstellung sich ergeben können, von welchen diejenige bevorzugt wird, welche der Richtung am nächsten liegt, in welcher der Kern schon aus seinen eigenen inneren Verhältnissen sich zu Theilen tendirt. Diese Richtungen sind die Richtung der Symmetrieebene, welche zugleich die grösste Dimension besitzt und die auf ihr rechtwinkelig stehende Richtung. Weiteres über diese Prädilectionsrichtungen findet sich Seite 335—340

und wird von mir in Verbindung mit neueren Beobachtungen ausführlicher besprochen werden[1]).

O. Hertwig hat in seiner 1884 erschienenen Arbeit über den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen wie danach in seinem Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte blos eine, die meist [2] ausschlaggebende dieser Richtungen, „die Richtung der grössten Protoplasmamassen", wie er sich ausdrückt, berücksichtigt und sich dabei blos auf die „normalen" Vorgänge der Furchung, also auf Vorgänge gestützt, aus welchen wir in Folge der unübersehbaren Complication der bei ihnen gleichzeitig in typischer Weise thätigen Componenten nie einen „sicheren" Schluss auf den speciellen Antheil einer einzigen dieser Componenten ziehen können, so dass ihnen gegenüber meine experimentell begründeten und als solche beweiskräftigeren Folgerungen wohl eine nicht unwesentliche, erwähnenswerthe Vermehrung unseres Wissens darstellen.

Gleichzeitig habe ich (S. 327, 340 und 402) auf Fälle von geringer schiefer Zwangslage der Froscheier aufmerksam gemacht, in denen in Folge von Einstellungen des Furchungskernes und entsprechender Einstellung der ersten Theilungsebene des Eies, welche von diesen beiden Prädilectionsrichtungen abweichen, nachträglich eine symmetrische Umordnung des „Rindenpigmentes" des Eies zu dieser, resp. zu der ihr folgenden, rechtwinkelig dazu stehenden Theilungsrichtung sichtbar wird. Diese Thatsache weist, meiner Meinung nach, auf tiefgreifende ordnende Beziehungen zwischen den verschiedenen Materialien des Zellleibes und denen des Kernes hin, derart, dass bei „gegebener" Richtung und Qualität der Kerntheilung die verschiedenen Materialien des Zell-

[1]) Gegenüber diesem Einflusse der Gestalt des Leibes der „Furchungszellen" auf die Einstellungsrichtung des in Theilung begriffenen Zellkernes, welche Gestalt normaler Weise wesentlich durch die Zahl, Lage und Ausdehnung der Berührungsflächen mit anderen Zellen bedingt ist, sei sogleich mitgetheilt, dass nach dem Ergebnisse daraufhin von mir angestellter Experimente die „Berührungsfläche" zweier Furchungszellen als solche keinen „richtenden" Einfluss auf die Einstellung der Kernspindeln in „diesen" Zellen ausübt.

leibes in dazu passender Weise geordnet werden, während für gewöhnlich der Kern das beweglichere, vom Zellleib richtend beeinflusste Gebilde darstellt [Weiteres siehe S. 407] [1]).

Diese Beziehungen wurden weiterhin dadurch illustrirt (S. 337), dass die Entscheidung darüber, „welche“ qualitative Kerntheilung von zwei prädisponirten Theilungsarten zuerst stattfindet, von der Einstellung des Kernes mit seiner immanenten Theilungsrichtung in eine dieser beiden Prädilectionsrichtungen und von der damit gegebenen Einstellung zu den verschiedenen Protoplasmamassen abhängt; dies geschieht im Speciellen derart, dass das Kernmaterial für die beiden Antimeren des Froschembryo den beiden symmetrisch und qualitativ gleichen Protoplasmahälften des Eies zugetheilt wird, wogegen das activirte Kernmaterial für die Kopfhälfte des Embryo demjenigen besonderen Dottermaterial, welches unter dem hellen Halbmond der Oberseite des Eies sich sammelt, das activirte Kernmaterial der Schwanzhälfte dem entgegengesetzten Theile des Eies zugeführt wird (s. S. 402 u. 408).

Ausnahmen von dieser Regel kommen unter normalen Verhältnissen nicht vor und sind auch bei Zwangslage sehr selten; sie beweisen aber alsdann, dass bei ausgebliebener Herstellung der Har- [**3**] monie zwischen Zellleib und Zellkern, somit *im Conflictsfalle* das gesonderte *Kernmaterial ausschlaggebender für die Bestimmung der Theile des Embryo* im viergetheilten Eie, für die Lage der rechten und linken, der Kopf- und Schwanzseite des Embryo sein kann, als die Verschieden-

[1]) Doch ist zugleich zu berücksichtigen, dass diese Fälle noch nicht genauer untersucht sind und dass wir daher nicht wissen, ob die von der Symmetrieebene der Rindensubstanz abweichende erste Furche deshalb abweicht, weil die Anordnung der inneren Dottersubstanzen nicht derjenigen der Rinde entsprach, und weil der Kern natürlich der einstellenden Wirkung der Anordnung der ihn direct umgebenden verschiedenen Dottersubstanzen mehr folgte, als derjenigen der entfernteren Rindensubstanz; es wäre also möglich, dass die nachträgliche Umordnung der Rindensubstanz nicht oder weniger durch die Wirkung der Qualität und Richtung des Kernes, als vielmehr durch die Wirkung der inneren Dottersubstanzen auf die äusseren (Rindensubstanzen) bedingt war.]

heiten des Protoplasmamaterials des Eies, ein Verhalten, welches zugleich auf eine erhebliche Unabhängigkeit der Kernentwickelung vom Zellleib und auf eine starke Abhängigkeit der Differenzirung des Zellleibes vom Zellkern hinweist (siehe aber auch S. 929 Anm.).

Die vorstehend den bezüglichen experimentellen Thatsachen untergelegte Bedeutung beruht auf der von mir durch verschiedenartige Versuchsergebnisse gestützten und von vielen anderen Autoren mit Zustimmung aufgenommenen Annahme, dass bei den indirecten Kerntheilungen in den Furchungszellen das der „normalen s. typischen" Entwickelung (nicht aber das der Vermehrung der Individuen und der Re- resp. Postgeneration) dienende Kernmaterial entsprechend den späteren verschiedenen Körpertheilen qualitativ ungleich getheilt wird. Die neuerdings von O. Hertwig und H. Driesch gegen diese Auffassung ausgesprochenen Einwendungen habe ich in zwei eingehenden Abhandlungen (Nr. 27 und 28) unter gleichzeitiger Beseitigung der scheinbar vorliegenden Schwierigkeiten, wie ich glaube, genügend geprüft und als nicht zutreffend dargethan, so dass wir ohne Gefahr in Irrthum zu beharren oder in ihn zu gerathen, auf der mit dieser Hypothese betretenen Bahn weiter schreiten dürfen (siehe Nr. 33).

Im Gegensatz zu den innigen Beziehungen zwischen Zellkern und Zellleib bei „normalen" oder nur wenig davon abweichenden Verhältnissen zeigte sich in hochgradig abnormen Verhältnissen oft eine noch weitere Unabhängigkeit der Entwickelung des Zellkernes vom Zellleibe, als wir sie oben schon sich bekunden sahen: [1])

Nach Anstich einer der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies findet man häufig neben einem Hemiembryo in der vacuolisirten, also abnorm beschaffenen, operirten Eihälfte (siehe S. 463 u. f.), weit ab von der entwickelten Hälfte in dem im Uebrigen kernlosen, nicht in Zellen zerlegten Dotter, einige Haufen von Zell-

[1]) Ueber eine gewisse Unabhängigkeit der Richtung und Qualität der Kerntheilung von den Nachbarzellen siehe S. 452 und 491.

kernen, welche letzteren die Charaktere der älteren, grossen einfach contourirten, aus feinen rothen Körnchen gleich- [4] mässig dicht gebildeten Morulakerne, ja oft der bläschenartigen Blastulakerne besitzen.

Diese Kerne glaube ich mit Sicherheit vom Furchungskern der operirten Zelle ableiten zu können, sofern beide Eihälften durch eine Demarcationslinie getrennt sind oder sofern, wie es häufig der Fall ist, in der Nähe der entwickelten Hälfte keine Kerne sich vorfinden. Der Furchungskern der operirten Eihäfte hat sich also vielmal getheilt und zugleich qualitativ weiter entwickelt, obgleich sich der Dotter nicht mitgetheilt hat. Daraus geht hervor, dass in einem Zellleibmaterial, welches zur Zerlegung in Zellen ungeignet ist, welches ausserdem zum Theil abnorm verändert (vacuolisirt) ist, und gewöhnlich noch das Pigmentmaterial (das normaler Weise auf der Blastulastufe schon fast verbraucht ist) neben einem Hemiembryo noch ganz unvermindert enthält, dass also in einem Dottermateriale, welches sich wohl nicht in der normalen Weise entwickelt hat, die Zellkerne sich anscheinend normal, im Maximum bis zur bläschenartigen Stufe des Kernes der Blastula zu entwickeln und dabei zu theilen vermögen. Daneben kommen aber allerdings (s. S. 464 u. f.) auch abnorme Kernveränderungen oft vor; besonders häufig findet sich abnorme Grösse der Kerne der Morula- und Blastulastufe, was also auf Ausbleiben der Kerntheilung nach genügendem, ja nach abnorm starkem Wachsthum der differenzirten Kerne hindeutet.

Diese obere Grenze der Entwickelungsfähigkeit des Kernes in nicht cellulationsfähigem Zellleibmaterial weist andererseits zugleich wieder auf eine Abhängigkeit der Entwickelung des Zellkernes von der Beschaffenheit des ihn umgebenden Zellleibes hin. Wir dürfen also schliessen: Kerne der Furchungszellen des Froscheies können sich [unter nicht näher bekannten Umständen] eine gewisse Folge von Veränderungen weit unabhängig von den normalen [?], ja von eventuellen pathologischen Veränderungen des Protoplasmas dieser Zellen entwickeln.

Anhang.

Antheil der Gestalt und inneren Anordnung des Dotters an der Entstehung von Halb- und Doppelbildungen.

[An diese Mittheilung über differenzirende Correlationen zwischen Zellleib und Zellkern sei gleich eine specielle Anwendung derselben angeschlossen, die ich auf dem Anatomencongress zu Strassburg 1894 machte.

Herr O. SCHULTZE hatte mitgetheilt (Verhandlungen der anat. Ges. 1894 S. 127—132), dass er durch Umkehr von in Zwangslage erhaltenen Froscheiern nach der ersten Furche Doppelbildungen erhalten hat. Dazu bemerkte ich (loco cit. S. 147—149) Folgendes:

„Herr SCHULTZE giebt an, dass die beiden Medullarwülste auf jeder Eihälfte gleichzeitig entstanden; demnach entstehen nicht erst Hemiembryonen aus jeder Eihälfte mit nachfolgender Postgeneration der fehlenden Hälfte. Während ich nach Tödtung einer der beiden ersten Furchungszellen aus der anderen Zelle zuerst einen typischen Hemiembryo erhielt, der, sei es mit oder ohne Verwendung von Material der anderen Eihälfte, die [**148**] fehlende Embryohälfte postgenerirte, entsteht hier also sogleich eine Ganzbildung, ein Holoplast aus jeder Eihälfte.“

„Ich kann der Meinung O. SCHULTZE's, dass die Entstehung dieser Doppelbildungen auf einer Theilung des Schwerpunctes des Eies in zwei Theile beruhe[1]), nicht zustimmen, sondern glaube, den Unterschied unserer beiderseitigen Resultate nach meinen früher ausgesprochenen Auffassungen (Nr. 28) in folgender Weise ableiten zu können:

Ich habe gezeigt (Nr. 21), dass man bei schiefer Aufsetzung des Froscheies künstlich veranlassen kann, dass die normale zweite, kopf- und schwanzwärts scheidende Furche des Froscheies zuerst

1) Diese von ihm in Strassburg geäusserte Ableitung hat O. SCHULTZE in dem gedruckten Bericht über seinen Vortrag nicht mehr vertreten, und in der ausführlichen Abhandlung leitet er die Entstehung dieser Doppelbildungen vielmehr „von einem gegenseitigen Unabhängigkeitsverhältniss oder von dem Fehlen der regulirenden Wechselbeziehungen der Theilproducte“ ab (siehe Arch. f. Entwickelungsmechanik I, 1894. S. 269—306).

entsteht; dies geschieht, wenn man das Ei ganz seitlich von der Symmetrieebene der willkürlich gegebenen schiefen Einstellung befruchtet. Der Furchungskern hat nach meinen Versuchen die Tendenz, sich in der Copulationsrichtung zu theilen, wobei die Theilungsproducte und die Kernspindel rechtwinkelig zu dieser Ebene sich einstellen. Vorliegenden Falles kommt dabei das eine Ende der Spindel gegen diejenige Seite des Eies, wo der weisse Pol höher steht, das andere Ende gegen die mehr schwarze Seite des Eileibes: und die entsprechenden Verschiedenheiten der Zellleibsubstanzen veranlassen nun, dass auch der Kern sich entsprechend „qualitativ ungleich" theilt, dass er von den prädisponirten zwei ersten Theilungen die normal als zweite auftretende Theilung zuerst ausführt. Erfolgt dagegen die Befruchtung in der Symmetrieebene, so stellt sich die Kernspindel rechtwinkelig zu dieser Fläche; beide Enden sind dabei symmetrisch gleich beschaffenem Dottermaterial zugewendet, und der Kern theilt sich daher auch symmetrisch gleich. Die Anordnung des Dottermateriales übt also unter Umständen einen grossen Einfluss auf die Qualität der Kerntheilung aus."

„Bei O. Schultze's Versuchen der Umkehr der Eier nach der ersten Furchung bildet sich, wie er mittheilt, in der Furche zwischen beiden ersten Furchungszellen ein heller Ring. Ich schliesse daraus, dass der durch die Umdrehung nach oben gebrachte helle, specifisch schwerere Nahrungsdotter in jeder von beiden Zellen absinkt, zum Theil neben der Trennungsebene, im Ganzen aber wohl ähnlich, wie es Born bei sogleich nach der Befruchtung, also noch vor der ersten Theilung fast umgekehrt aufgesetzten Eiern beobachtet hat, wobei zur Zeit der ersten Furchung der Bildungsdotter „oben" angesammelt war in einer die Entwickelung des ganzen Eies zu einem normal gestalteten Embryo gestattenden Weise. Die Anordnung der verschiedenen Dottermassen war dabei also wohl in der „bestimmenden" Hauptsache ähnlich der eines normalen, ungetheilten Eies geworden. Vielleicht ist dies auch bei Schultze's Umkehrung der Eier nach der ersten Theilung in einigen Fällen zufällig in „jeder" von beiden Zellen geschehen.

Alsdann lagert also in dem, in der Anordnung seiner verschiedenen Dottersubstanzen im Wesentlichen einem ganzen Ei entsprechenden Leib jeder von beiden Furchungszellen von der vorausgegangenen ersten Theilung her ein Kern, der in seinem activirten Material den Kern eines halben Eies (für eine rechte oder linke Körperhälfte, resp. für eine Kopf- oder Schwanzhälfte) darstellt."

[**149**] „Es ist also ein Widerstreit, ein abnormes Verhalten zwischen Zellleib und Zellkern, eine Störung vorhanden; damit werden die regulirenden Fähigkeiten resp. das Regenerations- s. Reserveidioplasson geweckt, activirt (s. S. 901 u. f., und Nr. 31, S. 279), welches ja, wie wir wissen, noch in Zellen späterer Entwickelungsstadien des Froschembryos das Vermögen zur Bildung aller Theile des Ganzen enthält. Dies Plasson wird in Thätigkeit versetzt und zwar in einer Weise, welche der einem ganzen Ei der Hauptsache nach entsprechenden Anordnung der Dottersubstanzen entspricht: es entsteht ein Ganzes; ob wirklich sogleich in vollkommener Weise oder doch erst allmählich, ist wohl noch durch besonders darauf gerichtete Beobachtungen festzustellen. Die Entwickelung ist aber dabei keine normale s. typische, d. h. blos mit dem „durch die Befruchtung activirten Kernmaterial" sich vollziehende, sondern eine atypische, unter Bethätigung des Regenerationsplassons stattfindende."

„In meinen Anstechungsversuchen dagegen ist die Sachlage eine wesentlich andere. Das Ei, dessen eine von beiden Furchungszellen getödtet worden ist, nimmt seine normale Stellung ein, der Kern der lebenden Hälfte passt daher nach der Operation wie vor derselben zu dem ihn umgebenden Zellleib; das heisst z. B., wenn eine wirkliche erste Furche gebildet worden war, der Kern entspricht in der Anordnung und Beschaffenheit seiner Substanzen einer Symmetriehälfte und der Zellleib desgleichen [1]). In der erhaltenen Furchungszelle ist also an sich Alles normal, und blos die Lebenswirkung der anderen Eihälfte fehlt. Da sich, wie wir sahen, jede Eihälfte

[1]) Hierbei sei noch auf meine frühere Aeusserung (S. 451) des Inhaltes verwiesen, dass vielleicht die „halbkugelige Gestalt des Dottermateriales einer der beiden ersten Blastomeren die Ursache seiner Entwickelung zu einem Hemiembryo sei".]

für sich zu einem Hemiembryo entwickeln kann, ist diese Wirkung der einen Eihälfte auf die andere wohl sehr gering, und ihr Fehlen kommt, sofern das Material der operirten Hälfte stark verändert ist, oft erst ziemlich spät zur Geltung. Ist dagegen das Dottermaterial der operirten Zelle noch lebendig und wesentlich blos der Kern getödtet, so wirkt es gleich auf den resp. die sich theilenden Kerne der noch nicht vollkommen abgesonderten unversehrten Eihälfte einstellend und veranlasst frühzeitig Uebertritt von Kernmaterial in die operirte Eihälfte, womit wiederum die atypische Entwickelung einsetzt."

„Ich bin also nicht genöthigt, zur Ableitung des neuen, interessanten [**150**] Ergebnisses SCHULTZE's neue principielle Annahmen zu machen, sondern komme mit den früher zur Ableitung meiner eigenen Beobachtungen gemachten Annahmen aus; der wesentliche Unterschied in den beiderseitigen Ergebnissen lässt sich somit auf entsprechende Verschiedenheiten der bezüglichen Versuchsverhältnisse zurückführen."

Ich hatte in Strassburg noch hinzugefügt (was im Bericht zu erwähnen von mir vergessen worden ist), dass ich aus SCHULTZE's Angabe, es entstehe zwischen beiden ersten Blastomeren ein heller Streifen, schliesse, dass der zwischen beiden Zellen sich in abnorm grosser Weise anhäufende Nahrungsdotter die Einwirkung beider Zellen auf einander erschwere, resp. verhindere und so die selbstständige Entwickelung jeder derselben begünstige. Denn wenn auch, wie ich nachgewiesen habe, zwischen den beiden ersten Blastomeren differenzirende Wechselwirkungen zur normalen Entwickelung jeder derselben nicht nöthig sind, so ist damit nicht gesagt oder erwiesen, dass nicht, wenn diese Zellen dicht bei einander sind, sie sich beeinflussen wenigstens derart, dass jede nicht so leicht sich „selbstständig" für sich zu einem „Ganzen" entwickelt.

Nach dem Erscheinen der ausführlichen Abhandlung SCHULTZE's (Arch. f. Entwickelungsmechanik B. I, S. 269—306) habe ich noch einiges nachzutragen.

Zunächst sei bemerkt, dass ich bereits im Jahre 1884 (s. S. 330) Froscheier, welche durch ungenügende Quellung ihrer Gallerthülle in Zwangslage erhalten waren, nach der ersten Furche umgedreht habe, jedoch ohne Doppelbildungen zu erhalten; desgleichen habe ich dessen Versuch nach O. SCHULTZE's Vortrag vom 8. — 10. Juni 1894 an 45 Eiern von Rana esculenta wiederholt und in jeder neuen Phase gezeichnet. Es zeigte sich an ihnen keine Spur einer Anlage von Doppelbildungen in irgend einem Stadium; sondern das Ergebniss war folgendes:

Der dritte Theil dieser Eier drehte sich nach der Umkehr wieder mit dem dunklen Pol nach oben, war also nicht genügend fixirt; diese Eier entwickelten sich zumeist ganz normal. Von den andern furchte sich die Mehrzahl blos 2—5 Mal, um dann abzusterben. Die anderen Eier lieferten Theilbildungen, indem blos die eine der beiden ersten, oder drei oder blos eine der vier ersten Furchungszellen sich weiter entwickelten. So entstanden Halb-, Dreiviertel-, Einviertel-Morulae, -Blastulae, von denen mehrere abstarben; die sich weiter entwickelnden lieferten Semigastrulae und 5 producirten wohlgebildete Hemiembryones: 3 laterales und 2 anteriores. Das Ergebniss ist also: in vielen Eiern starben beide ersten, oder eine, 2 oder 3 der vier ersten Furchungszellen ab, und der überlebende Theil entwickelte sich weiter, wie bei Tödtung der Blastomeren durch Anstich; aber bei vielen hörte diese Entwickelung frühzeitig schon auf der Blastula- und Gastrulastufe auf; und auch die Hemiembryonen starben bald unter Framboisia ab , nur einer vollzog Postgeneration.

Bei der Beurtheilung dieses Resultates ist zu berücksichtigen, dass ich am Ende der Laichperiode experimentirte, wo Störungen des normalen Verlaufs der Entwickelung nicht mehr leicht überwunden werden, wo die Regulationskräfte geschwächt sind, aber die ungestörte Entwickelung noch normal sich zu vollziehen vermag. O. SCHULTZE dagegen hat bei seinen Versuchen an 10 bis 50 % der behandelten Eier vollkommene oder (meist) unvollkommene, zum Theil recht wohl entwickelte Doppelbidungen erhalten. (Die anderen Eier gingen zu Grunde oder bildeten nicht weiter bezeichnete

Abnormitäten [vielleicht zum Theil auch Halbbildungen?]). Aus diesem so auffallend abweichenden Resultat ist wohl zu folgern, dass bei seinen Versuchen noch ein besonderes Moment betheiligt war; denn auch er experimentirte zum Theil am Ende der Laichperiode und gerade zuletzt erhielt er 50 % Doppelbildungen. Dieses neue Moment sehe ich in dem Abweichenden seiner Methode. Schultze giebt an, dass er die Eier durch Pressen zwischen wagrechte Platten in Zwangslage brachte, während ich sie nur durch ungenügenden Wasserzusatz in ihrer Hülle fixirte, wobei sie annähernd ihre Kugelgestalt behalten. In dieser starken Abplattung der Eier Schultze's kann man nun wohl ein Moment sehen, welches die Entstehung von Doppelbildungen bei Combination mit Umdrehung begünstigte (obschon diese Pressung allein keine Doppelbildungen bewirkt). Durch die so bewirkte Abplattung wurde die beide Eihälften trennende Schicht vom Nahrungsdotter, (also von dem weniger activen Theil) grösser, die Selbstständigkeit beider also vergrössert, d. h. die eventuellen vitalen Wirkungen beider aufeinander schwächer. Im gleichem Sinne konnte die durch die Abplattung bewirkte grössere Entfernung der Massenmittelpuncte beider Zellen wirken. Beides war auch in dem Versuche Ed. Wilson's der Fall, in welchem er Amphioxuseier auf dem Zweizellenstadium etwas, aber nicht ganz aus einander zerrte (s. Nr. 31, S. 282, Anm.) und danach Zwillingsgastrulae erhielt (s. auch S. 794).

Schultze fand dieser meiner Annahme ganz entsprechend sogar, dass der Urmund statt nach „unten", gegen diese verticale Dotterplatte hin gebildet wurde; dieselbe verhielt sich also, wie die durch den Nahrungsdotter gebildete Unterseite des normal situirten Eies, und die „reelle Eiaxe" jeder von beiden Eihälften stand somit also ganz oder annähernd wagrecht. Die beiden Furchungszellen verhielten sich also wie zwei ganze Eier, die sich einander ihre hellen Pole zuwenden.

Diese so bedingte „Selbstständigkeit" der Blastomeren aber kann ich nicht als die alleinige Ursache der Ganzbil-

dungen ansehen; da an meinen nach der ersten Furche operirten Eiern die nicht getödtete Eihälfte gleichfalls in diesem Sinne „selbstständig“ war, und da dies noch mehr bei den isolirten Blastomeren des Seeigels (Fiedler und Driesch) der Fall war, und gleichwohl Halbentwickelung stattfand. Zur Ganzentwickelung jeder Blastomere gehörte somit noch die vorstehend schon erwähnte innere Umordnung des Dottermateriales. Diese führte, nach den Resultaten zu schliessen, in einer Anzahl Fälle zu der wesentlichen, d. h. bestimmenden Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen wie im ganzen Ei, wenigstens in der Umgebung des Kernes (s. S. 929 Anm.), aber bei hier ganz oder annähernd wagrecht liegender *reeller Eiaxe* (unter dieser die wirksame Verbindungslinie von Bildungs- und Nahrungsdotter, nicht die mittlere Verbindungslinie der hellen und dunklen Eirinde verstanden). In anderen Fällen geschah dies nicht; und von diesen gingen viele Eier zu Grunde, andere bildeten unvollkommene Doppelbildungen. Letztere sind die lehrreichsten Producte von Schultze's Versuch, denn sie weisen wohl darauf hin, dass die *Anordnung des Dottermateriales* nicht blos den Mechanismus von typischen Gebilden, den Halb- oder Ganzbildungen auslösen kann, sondern dass von ihr aus sogar *die Bildung* in den verschiedenen Fällen *sehr verschieden abgegrenzter Stücke des Körpers ausgelöst resp. bestimmt werden kann;* eine Leistung, welche für die Anhänger der Auffassung O. Hertwig's, dass alle Furchungszellen im Wesen isotrop seien, erheblich schwerer zu verstehen ist als für die Anhänger meiner Auffassung, dass die Furchungszellen typisch verschiedenes Material enthalten. Nach meiner Auffassung wird durch diese abnorme neue Anordnung das Reserveidioplasson in der Dotteranordnung entsprechender Weise activirt; die Gegner nehmen gleichfalls an, dass neues Kernmaterial activirt werde, nur ist es kein Reservematerial, sondern ein Theil des allen Furchungszellen in gleicher Weise zukommenden Gesammtmateriales.

Vielleicht auch ist das letztere Moment der Anordnung der Dottersubstanzen um den Kern, zu welchem die Abplattung

der Zellen im Verein mit der Umdrehung besondere Gelegenheit giebt, die hauptsächlichste oder gar für sich allein ausreichende Ursache der Entstehung der Doppelbildungen; und die Entfernung der Massenmittelpuncte beider Zellen, sowie die Berührung der beiden ersten Blastomeren blos mit Nahrungsdotter sind an dem Effect nicht betheiligt. (Weiteres siehe: W. Roux, Ueber die verschiedene Entwickelung isolirter erster Blastomeren, Arch. f. Entw.-Mech., Bd. I, S. 597 u. f.).

Nr. **31**.

Die Methoden zur Hervorbringung halber Froschembryonen und zum Nachweis der Beziehung der ersten Furchungsebenen des Froscheies zur Medianebene des Embryo.

1894.

Anatomischer Anzeiger, Bd. IX, Februar 1894.

Inhalt.

Seite

1. Methode der Gewinnung von Hemiembryonen durch rechtzeitige Auslese aus den nach der ersten Furche beliebig angestochenen Eiern . 943
 Versuchsfehler O. HERTWIG's 948, 964

1a. Selbstentstehung von Hemiembryonen am Ende der Laichperiode 953

2. Methode zur Hervorbringung „bestimmter" (rechter, linker oder vorderer) Hemiembryonen 954
 Priorität bezüglich der Defectversuche am Ei 957

3. Wirkung der Deformation sich furchender Eier auf die Stellung der Medianebene des Embryo zu den ersten Furchen 960
 Pressung zwischen senkrechten Platten 960
 Pressung zwischen wagrechten Platten 962
 Fehlerquellen . 962
 „Primäre" Lagerung der Medianebene 962
 In Glasröhren aspirirte Eier 966

4. Methode zur Ermittelung der normalen Beziehung zwischen der Richtung der ersten Furche und der Medianebene 967
 Berichtigung der Behauptung, dass bei Störungen die Entwickelung „normal" verlaufe 971

Seite
5. Einfluss der „Gestalt" der Zelle auf die Theilungsrichtung . . 972
Zusammenfassung: . 978
Normale s. typische Entwickelung 980
Atypische, s. regulatorische Entwickelung 981
[Anhang: Neueste bezügliche Literatur] 984

[**248**] In einer soeben erschienenen ausgedehnten Abhandlung über den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo theilt O. Hertwig [1]) mit, dass es ihm nicht gelungen ist, aus halben Froscheiern halbe Embryonen hervorgehen zu sehen; sondern er fand stets „ziemlich normal beschaffene, nur mit Defecten an untergeordneten Körpergegenden versehene Embryonen". Dementsprechend hat er auch keine Postgeneration einer fehlenden Hälfte beobachten können und verneint in Folge dessen das Vorkommen von Hemiembryonen und deren Postgeneration mit Bestimmtheit.

Sofern ein Medullarwulst und die ganze rechte oder linke Reihe der Urwirbel „untergeordnete Körpergegenden" wären, könnte man O. Hertwig zum Theil Recht geben; doch entspräche das nicht der gewöhnlichen Auffassung. Die Besucher des Anatomencongresses in Wien, darunter hervorragende Forscher auf dem Gebiete der Entwickelungsgeschichte, haben meine Querschnittspräparate von reinen Hemiembryonen gesehen (s. S. 804) und sich, wie ich, da kein Widerspruch erfolgte, wohl vermuthen darf, meiner Darlegung gemäss von dem Fehlen dieser Organe und der Keimblätter auf einer ganzen Hälfte überzeugt; mehrere Herren haben mir nach Besichtigung der Präparate ihre Verwunderung über die präcise Halbheit der entwickelten Hälfte ausgesprochen; und dasselbe war nach der Demonstration nicht microtomirter halber Embryonen in der pathologischen und in der vereinigten anatomischen und zoologischen Section der Naturforscherversammlung zu Wiesbaden im Jahre 1887 geschehen (s. S. 428 Anm.).

[1]) Arch. f. micr. Anat. 1894, Bd. 42, S. 662—806.

Inzwischen hat auch D. BARFURTH beim Axolotl aus einem halben Ei einen halben Embryo hervorgehen sehen[1][2].

Obgleich ich früher schon das Wesentliche meiner Versuchsmethode in den bezüglichen Arbeiten kundgegeben habe (s. S. 154, 429 und 773), halte ich es [**249**] doch, nach diesem vergeblichen Versuche HERTWIG's, meine Versuche mit Erfolg nachzumachen, zur Erleichterung der Nachuntersuchung durch andere Autoren für angemessen, diese Methode noch ein Mal und zwar derart detaillirt zu publiciren, dass der Nachuntersucher mit ziemlicher Gewissheit auf Erfolg rechnen kann, auch wenn ihm bisher noch keine eigene Erfahrung auf diesem Gebiete zu Gebote steht. [Ich habe nach der Publication in Nr. 22 diese Versuche oft wiederholt und dabei die Methode etwas verbessert.]

Es empfiehlt sich, die Versuche gleich mit dem Anfang der Laichperiode zu beginnen; denn es ist gut, wenn man dieselben mehrmals wiederholen kann. Rana fusca laicht in Deutschland bei warmem Frühjahr manchmal schon Ende Februar, gewöhnlich Mitte oder Ende März; Rana esculenta 4—6 Wochen später; Bombinator igneus im Juni oder Juli. Die Eier von Rana fusca reifen unter der Umarmung des Männchens auch in der Gefangenschaft, die von Rana esculenta dagegen nicht; sie müssen also bei letzterem Thiere schon zur Zeit der Gefangennahme im Uterus sein, wovon man sich beim Fange sogleich durch Tödten und Aufschneiden einiger Weibchen zu überzeugen hat. Die gefangenen Paare werden getrennt, und Männchen und Weibchen in verschiedene Körbe mit feuchtem Moos verpackt, und an einem dunklen kühlen Ort aufbewahrt, um die Laichung zu verzögern, so dass man länger Versuchsmaterial hat (PFLÜGER, BORN). Damit diese Männchen aber wieder Samen bilden, werden sie am Tage vor ihrer Verwendung in einem Glase mit etwa 2 cm hohem

1) Anat. Anzeiger 1893, S. 497, u. MERKEL u. BONNET, Anat. Hefte IX, S. 379.

2) Auf dem Anatomencongress zu Strassburg 1894 theilte Herr Prof. H. E. ZIEGLER mit, dass er nach den nachstehend von mir gegebenen Vorschriften Versuche habe anstellen lassen, wobei 24 seitliche und 1 vordere Halbbildung erhalten wurden; die Postgeneration verlief gleichfalls, wie von mir angegeben, vorzugsweise in cephalocaudaler Richtung. Siehe H. ENDRES, Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. II, 1895, S. 38—51.]

Wasserstand zu Weibchen gesetzt, am besten 3 Männchen zu 2 Weibchen, um Concurrenz anzuregen.

Ich empfehle, über die Entstehung halber Embryonen zweierlei Experimente zu machen.

1. Gewinnung von Halbbildungen durch rechtzeitige „Auslese“ aus den nach der ersten Furche in beliebiger Weise angestochenen Froscheiern.

Ein leichteres Experiment dient blos, um überhaupt aus halben Froscheiern halbe Embryonen zu ziehen, ohne jede besondere Technik im Operiren und ohne vorher zu bestimmen, was für ein Hemiembryo entstehen wird.

Der Versuch beginnt am Morgen, da man dann den Tag zu allerhand Besorgungen vor sich hat.

Man zerschneidet nach der Decapitation und Zerstörung des Rückenmarkes des brünstigen Frosches die Hoden desselben in einer flachen Schale mit Wasser und giesst die gewonnene Flüssigkeit in eine frische Schale ab, um den Bodensatz zu entfernen; oder, wenn die Samenbläschen prall mit der trüben, milchigen Samenflüssigkeit gefüllt sind, entleert man blos diese in das Wasser.

In drei flache Schalen von 6—10 cm Durchmesser, etwa 1,5 cm Randhöhe und ebenem Boden wird Wasser etwa 2 mm hoch gethan, darauf etwas Samenflüssigkeit zugesetzt und umgerührt. Dem decapitirten Weibchen werden die vorderen und seitlichen Bauchwandungen und der Darm ausgeschnitten, das Thier danach auf doppeltes Fliesspapier gelegt und der Uterus vorsichtig ohne Quetschung von Eiern [**250**] mit der Scheere weit eröffnet. Mit einem trockenen Spatel enthebt man ihm einen Klumpen Samen, bringt ihn in eine der drei Schalen unter mittelraschen seitlichen Bewegungen, wobei durch die Oberflächenspannung der niedrigen Flüssigkeitsschicht die Eier zu einer einfachen Lage ausgebreitet werden. Der Spatel muss nach jedem einzelnen Gebrauch an Fliesspapier abgestrichen und mit dem trockenen Handtuch abgewischt werden. Nachdem die drei Schalen auf diese Weise bestellt sind, wird auf einer Etiquette

an jeder derselben die Zeit der Befruchtung, richtiger der Besamung vermerkt. Der Sauberkeit wegen und um leicht auftretender späterer Verschimmelung etwas vorzubeugen, wird nach 6—10 Minuten der Samen abgegossen; darauf werden die Eier mehrmals mit aufgegossenem Wasser abgespült und schliesslich wird Wasser bis doppelt so hoch, als die Eier zur Zeit sind, darauf gethan, mit welchem die Schalen stehen bleiben; adhärirende Luft wird abgepinselt; danach werden die in Folge von Quellung der Gallerthüllen bei festem Haften am Boden des Gefässes sich pressenden Eier mit einem biegsamen Microscopirspatel vom Boden abgelöst, damit sie sich ausbreiten können; danach muss die Schale ruhig stehen, damit die Eier wieder am Boden ankleben. Ich sehe danach an der Dicke der Gallerthülle, wann es Zeit ist, das Wasser wieder abzugiessen; da dies Verhalten mit Worten nicht genügend zu schildern ist, empfehle ich, das Wasser in der einen Schale 20 Minuten, in der anderen 25 Minuten, in der dritten 30 Minuten nach der Besamung abzugiessen, etwas abtropfen und darauf die Schalen offen stehen zu lassen, damit die Gallerthülle äusserlich wieder dichter wird. Eine Schale bleibt im Zimmer, eine kommt in das kühlere Vorzimmer, die dritte in einen noch kühleren Raum; dies damit sie nicht alle gleichzeitig die erste Furchung durchmachen. Haben sich auch in der dritten, am längsten mit Wasser versehenen Schale eine Stunde nach der Besamung viele Eier noch nicht mit dem weissen Pol abwärts gedreht, so waren entweder die Eier oder der Samen schlecht, und man thut gut, der Sicherheit halber gleich auf's Neue zu befruchten; doch furchen sich manchmal trotzdem noch viele der Eier und sind für unseren Zweck verwendbar. Die Eier bleiben bei dem angegebenen Verfahren ein wenig in Zwangslage (s. S. 325).

Nach $2^1/_2$—3 Stunden beginnt an der im Zimmer stehenden Schale die Furchung; 20 Minuten danach kann man operiren; da die zweite Furchung etwa 30 Minuten nach der ersten beginnt, hat man 10 Minuten zur Verfügung. Jedoch ist auch zu dieser Zeit die Trennung beider Zellen noch so unvollkommen, dass aus der nicht angestochenen Zelle leicht Substanz in die operirte Zelle überfliesst. Ich habe es als gut [**251**] befunden, nach dem Beginn der zweiten

Furchung die Operation fortzusetzen mit der Modification, dass man die Nadel in Richtung auf die beiden Kerne der eben in Trennung begriffenen Zellen führt, um beide durch Wärme zu zerstören.

Als Instrument dient eine etwas dicke, microscopische Präparirnadel, an welche derartig eine etwa 7 mm dicke Messingkugel als Wärmeträger gesteckt ist, dass das Spitzenende der Nadel unterhalb der Kugel etwa 12 mm lang bleibt.

Die Operation geschieht unter stehender Loupe, so dass beide Hände disponibel bleiben. Rechts vom Loupentisch steht eine mittelgrosse Gas- oder Spiritusflamme in bequemer Entfernung für die rechte Hand; rechts daneben liegt ein kleiner, sauberer, grobkörniger Schleifstein, ohne Hinsehen bequem mit der Nadel erreichbar.

Zur Operation hält man zunächst behufs Desinfection zuerst ein wenig die Spitze, darauf länger die Kugel der Anstichnadel in die Flamme, fasst danach mittels der linken Hand mit einer groben anatomischen Pincette ein unter der Loupe eingestelltes Ei derb an seiner Gallerthülle, um es zu fixiren, und sticht mit der Nadel parallel der ersten Furche in einigem Abstand von dieser Ebene in eine der beiden Furchungszellen in Richtung auf den oberhalb der Mitte liegenden Furchungskern und verweilt einige Secunden mit der Nadelspitze im Ei. Man sorge, die andere Zelle nicht mit anzustechen und nicht anzusengen, was O. Hertwig gewöhnlich gethan zu haben scheint; dies schliesst zwar ihre Entwickelung, wenn der Kern unverletzt blieb, nicht aus, macht jedoch die Bildung eines normal gestalteten Hemiembryo unmöglich. Die Nadel wird langsam, beim Haften an der Hülle unter Drehung um ihre Längsaxe, zurückgezogen.

Die Nadel war so heiss gemacht, dass beim Anstechen des ersten Eies die Gallerthülle einige Bläschen bildete. Nach dem Herausziehen der Nadel aus dem ersten Ei sticht man sogleich, ohne auf's Neue zu erwärmen, in 2—3 weitere Eier. Auf diese Weise werden verschiedene Wärmegrade angewendet, von denen gewöhnlich einer zusammen mit der 2—6" betragenden Dauer des Verweilens der Nadel im Ei die richtige Wirkung der Tödtung blos einer der beiden Zellen hervorbringt. Nach jeder neuen Erhitzung der Nadel schleift man ihre

Spitze durch 3—4 Striche unter Drehung auf dem Stein fast ohne hinzusehen. Klebt beim Herausziehen aus dem Ei Substanz der Gallerthülle an der Nadelspitze, so hält man blos die Spitze in die Flamme, um die Gallertsubstanz zu verbrennen, und glättet danach wieder auf dem Stein.

Unsere wie oben vorbereiteten Eier befinden sich etwas in Zwangs- [**252**] lage; man kann daher durch Fassen der Gallerthülle das ganze Ei fixiren, so dass es sich nicht oder nur wenig beim Anstechen dreht.

Innerhalb 15 Minuten kann man bei einiger Uebung 30—40 Eier operiren, da auf besondere Sorgfalt nicht viel ankommt, denn man hat Material im Ueberfluss, und was zu stark geschädigt wird, geht meist ganz zu Grunde, kann also keine Fehler machen; was zu wenig geschädigt ist, so dass die operirte Hälfte sich theilweise entwickelt, wird später ausgesondert. Blos die Eier, bei denen die andere Zelle mit angesengt ist, können zu Irrthümern führen. Einige brauchbare, blos halb sich entwickelnde Eier finden sich gewöhnlich, bei mir zuletzt bis 20 Procent.

So werden die drei Schalen der Reihe nach operirt. Eine davon ist nach dem Quellungsgrade der Gallerthülle die günstigste für die Fixation des Eies beim Operiren, ohne zugleich durch zu starke Pressung des Eies ein zu grosses Extraovat zu veranlassen, was leicht tödtlich wird, da dabei auch aus der nicht operirten Zelle Substanz nachfliesst.

Nach der Operation bleiben die Schalen eine halbe Stunde offen stehen, werden dann aber mit einer Glasplatte ganz zugedeckt, um die Entwickelung zu beschleunigen und dem Staubeinfall und dadurch bedingter Verschimmelung vorzubeugen; 2 Stunden nach der Operation kann Wasser aufgegossen werden bis zum Ueberstehen über die Eier, diese bleiben von nun an bedeckt und im warmen Zimmer.

Abends werden unter der Loupe diejenigen Eier sammt ihrer Gallerthülle mit der Scheere ausgeschnitten und in eine besondere Schale mit über die Eier überstehendem Wasser gethan, an denen sich bis jetzt blos die eine Hälfte gefurcht hat.

Am anderen Morgen geschieht aus diesen Eiern eine zweite gleiche Auslese. Die auch jetzt noch blos in einer Hälfte gefurchten Eier, Semiblastulae, werden in ihrer operirten Hälfte weiterhin gewöhnlich nur langsam reorganisirt. Sie allein können das Material für die Beobachtung der Entwickelung einer „einzigen Eihälfte“ zu Hemiembryonen abgeben.

Wenn man sicher gehen will, kann man am Abend des zweiten Tages nochmals auslesen; die auch dann erst zur Hälfte in Zellen zerlegten Eier, Semigastrulae, geben, bei genügender Wärme im Zimmer während der ganzen Versuchszeit (22° C), schon in der folgenden Nacht typische Hemiembryonen; war das Zimmer kühl gehalten, so kann es einen bis zwei Tage länger dauern.

Da unsere Eier anfangs etwas in Zwangslage sich befanden, so wird bei vielen zufolge des von mir dargelegten Mechanismus (siehe S. 396 u. f.) [**253**] die normale zweite Furche zuerst gebildet; und man erhält daher nach Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen ausser Hemiembryones laterales mit einem einzigen Medullarwulste von normaler Länge auch Hemiembryones anteriores mit zwei im Bogen vereinigten Medullarwülsten von blos halber Länge.

Da oft die Postgeneration der halben Embryonen sehr rasch verläuft (s. S. 486 u. 501) und daher bei genügender Wärme und bei dem Fehlen eines geronnenen Brockens am Kopfende neben seitlichen Halbembryonen, oder in der Mitte der Dorsalseite des Eies hinter vorderen Halbbildungen, in 5—6 Stunden die fehlende Hälfte ganz nacherzeugt wird, so muss man natürlich in der kritischen Zeit eigentlich continuirlich, aber wenigstens alle Stunden einmal Tag oder Nacht beobachten; sonst ist zu gewärtigen, dass man das Stadium der reinen Halbbildung verpasst (s. S. 949 Anm.).

Hat man Hemiembryonen gefunden, so zeichnet man sie rasch ab, um nach 3 und 6 Stunden eine weitere Skizze von ihnen zu machen und so den Verlauf der Postgeneration zu verfolgen; der zweite Medullarwulst eines Hemiembryo lateralis wird in cephalocaudaler Richtung gebildet.

Hertwig's Figuren 7 und 12 auf Tafel 44 stellen Embryonen mit schon weit fortgeschrittener Postgeneration des zweiten Medullarwulstes dar; je nach der Temperatur des Zimmers waren dieselben wahrscheinlich vor 5—10 Stunden reine Hemiembryones laterales, sofern sie nicht gar der demnächst zu besprechenden anderen Gruppe, nämlich den von vorn herein aus mehr als einem „halben" Ei hervorgegangenen Embryonen angehören. Doch war offenbar nicht gut operirt und die zweite Zelle etwas mit angesengt.

Beim Embryo der Figur 12 ist, wie die dazu gehörigen Querschnittbilder Tafel 43, Fig. 2, 8 und 9 zeigen, bereits ein sehr grosser Theil der zweiten Eihälfte mit zur Bildung des Embryo verwendet; er ist somit kein aus blos einem halben Ei hervorgangenes Gebilde, keine Halbeibildung mehr, sofern er überhaupt früher eine solche war. Taf. 44, Fig. 4 zeigt einen „Hemiembryo anterior", der dorsal erst wenig, ventral schon mehr postgenerirt ist; bei Fig. 2 derselben Tafel ist das Umgekehrte der Fall.

Das Durchschnittsbild eines noch ziemlich reinen Hemiembryo lateralis zeigt Tafel 43, Fig. 1, aber ventral bereits etwas postgenerirt; da keine Totalansicht gegeben ist, kann der Beschauer nicht selber beurtheilen, ob der Embryo in der ganzen Länge so beschaffen oder etwa cephal bereits zu zwei Medullarwülsten postgenerirt ist; doch [**254**] sagt O. Hertwig S. 762 über ihn: „links sehen wir eine halbe Medullarplatte, Chorda und mittleres Keimblatt entwickelt; die zerstörte Dottermasse nimmt in grosser Ausdehnung auch die Gegend ein, in der sich bei den anderen Embryonen der Embryonalwulst (wohl Druckfehler statt Medullarwulst, Rx.) der anderen Seite angelegt hat."

Demnach hat O. Hertwig also einen richtigen „Hemiembryo lateralis" mit blos dem linken Medullarwulst, blos linkem Mittelblatt, linker Darmhöhle erhalten, der nur erst ein wenig im ventralen Bereiche des Ectoblast postgenerirt ist, und mit geringerer innerer Cellulation der anderen Eihälfte. Es ist sehr zu bedauern, dass Hertwig gerade von diesem einzigen Embryo, den er noch im Stadium der fast reinen Hemi-

plasia angetroffen hat, keine Flächenabbildung gegeben hat; dieser Hemiembryo würde mit seinem einen Medullarwulst eine sehr in die Augen fallende Widerlegung von HERTWIG's Folgerungen abgegeben haben. HERTWIG ordnet ihn zu meinen Asyntaxiae medullares; da aber erst sehr wenig mehr als die Hälfte eines Embryo und zwar blos ventral vorhanden ist, aber gar nichts von einem zweiten Medullarwulst sich vorfindet, welcher also auch nicht vom anderen „absteht", so ist dies sachlich durch nichts gerechtfertigt, und also wohl blos ein Versuch, diesen Hemiembryo lateralis „als solchen" zu beseitigen [1]).

Was wird nun aus den operirten Eiern, die schon am Abend des ersten oder am Morgen des zweiten Tages in der operirten Hälfte ganz oder theilweise nachgefurcht sind?

Diese Eier repräsentiren natürlich schon auf entsprechend früherem Stadium *keine „Halbbildungen"* mehr. Je früher diese nachträgliche Cellulation vor sich ging, um so weniger bleibt auch die weitere Entwickelung der anderen Eihälfte hinter der normalen Hälfte zurück; und es können die beiden Medullarwülste solcher Eier ganz oder fast ganz gleichzeitig auftreten, wie ich das in meiner Arbeit Nr. 22 mitgetheilt habe. Vielleicht hat O. HERTWIG solches Vorkommniss beobachtet und gründet darauf seinen irrthümlichen Ausspruch, dass es keine Postgeneration gäbe. Jedenfalls hat er dabei wieder den Fehler gemacht, dass er *ein Gebilde, welches aus „mehr" als dem Halbei entstand, als eine „Halbeibildung" beurtheilte.*

O. HERTWIG's irrthümliches Urtheil über die Entwickelung der „halben Froscheier" beruht somit auf zweierlei Fehlerquellen:

Erstens hat er nicht oft genug beobachtet und daher das Stadium

1) H. DRIESCH hat jüngst (Analyt. Theorie der Entwickelung, S. 16) versucht, die Ganzbildungen O. HERTWIG's als direct entstanden zu erklären, indem er ohne Beweis als sicher annimmt, die Eier hätten sich bald nach der Operation gedreht, dadurch wäre eine neue Anordnung des Dotters entstanden wie bei einem ganzen Ei und deshalb seien sogleich Ganzbildungen entstanden ähnlich, wie ich es (S. 933) bezüglich der von O. SCHULTZE durch Umkehrung der Eier erzeugten Doppelbildungen annehme. Dazu ist zu bemerken, dass die operirten Eier sich erst nach beendeter Furchung, während der Gastrulation in entsprechender Weise drehen (s. S. 780). Daher sind auch die von DRIESCH aus seiner Annahme gezogenen Folgerungen hinfällig. Genaueres siehe in W. ROUX, Ueber die verschiedene Entwickelung isolirter Blastomeren. Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. I. S. 597 u. f.

der reinen Halbeibildung, des reinen Hemiembryo gänzlich versäumt. Dafür spricht ausser seinen abge- [**255**] bildeten Embryonen und meinen positiven Befunden, dass er blos angiebt, er habe operirte Eier am ersten, zweiten, dritten und vierten Tage aufgehoben; hätte er Tag und Nacht beobachtet, würde er diesen in unserem Falle wichtigsten, ja entscheidenden Umstand gewiss mitgetheilt und dann auch von demselben Embryo mehrere Entwickelungsstadien abgezeichnet oder wenigstens mit Worten geschildert haben[1]).

Zweitens hat HERTWIG, sofern er an einigen der operirten Eier wirklich das gleichzeitige Auftreten beider Medullarwülste (von Hemiembryones anteriores, bei denen es selbstverständlich ist, abgesehen), beobachtet hat, nicht beachtet, dass nicht blos das „halbe Ei" an ihrer Bildung betheiligt war.

Drittens ist mehrfach an seinen Eiern diejenige Hälfte, welche unversehrt bleiben sollte, mit der heissen Nadel beschädigt worden, was Störungen in der regelmässigen Entwickelung dieser Eihälfte bedingt hat.

Nur vom halben Ei des Frosches habe ich behauptet, dass aus ihm nach Abtödtung der anderen Eihälfte zunächst Hemiembryones hervorgehen, und dass danach erst die fehlende Hälfte des Embryo gebildet, postgenerirt wird[1]).

Von allen Embryonen, die HERTWIG abgebildet hat, ist keiner mehr auf dem Stadium der reinen Halbeibildung (Embryo Taf. 43,

[[1]) Da es wesentlich zur Aufklärung der Sachlage dient und da viele Autoren trotz der hier erfolgten Darlegung der Fehlerquellen durch die bestimmten Behauptungen O. HERTWIG's sich haben irre führen lassen, so halte ich es im Interesse der Wissenschaft zur Verbreitung der Wahrheit für das geringere Uebel, die Indiscretion zu begehen und statt seiner mitzutheilen, dass O. HERTWIG, nach mir von competenter Seite gewordener Information, gewohnter Weise. auch zur Zeit dieser Versuche allein von 8—3 Uhr täglich im Institute anwesend war, dass seine täglichen Beobachtungen also durch je eine 17 Stunden lange Pause unterbrochen waren (siehe übrigens auch S. 964). Damit erklärt sich denn, dass er blos in einem Falle zufällig das Stadium der fast reinen seitlichen Halbbildung erblickt hat, da, wie ich S. 486 mitgetheilt hatte, in wenigen Stunden aus einem typischen Hemiembryo ein ganzer Embryo werden kann. Bei bestimmter Temperatur und Befruchtungszeit kann es vorkommen, dass das Stadium des reinen Hemiembryo immer auf die Nachtzeit fällt; wie man es bei einiger Erfahrung andererseits auch in der Hand hat, dieses Stadium durch Regulation der Temperatur auf die Zeit des Tages zu verlegen.]

Fig. 1, wie erwähnt, fast ausgenommen, da dieser noch einen ziemlich guten Hemiembryo sinister darstellt); bei allen ist *in dem Maasse, als mehr als ein „halber" Embryo vorhanden ist, Material und Raum der „zweiten" Eihälfte in Verwendung gekommen;* dies spricht sich auch darin aus, dass das Plus an Oberflächenepithel auf der *äusseren Oberfläche* der *zweiten Eihälfte* sich findet, statt auf der Grenzfläche zwischen beiden ersten Furchungszellen, wie es bei meinen reinen Halbei-Ganzbildungen der Fall ist, die ich in Wien demonstrirt habe (s. S. 796 u. f.)[1][2].

[1]) Es ist bemerkenswerth, dass weder O. HERTWIG noch seine Anhänger (z. B. H. DRIESCH) diesen direct augenfälligen Beweis, dass HERTWIG's Ganzembryonen überhaupt nicht einem „halben" Ei angehören, selber bemerkt oder auch nur den vorstehend gegebenen Hinweis darauf (S. 948—950) in seiner Bedeutung zu würdigen vermocht haben. Von der etwas defecten zweiten Hälfte des Embryo, welche, soweit sie überhaupt vorhanden ist, stets „an Stelle des Materiales" der „zweiten" Eihälfte sich findet, behaupten somit diese Autoren, sie sei direct (nicht erst durch Postgeneration) entstanden und zwar aus dem Materiale der nicht operirten Eihälfte. Das entsprechende Material der operirten Eihälfte müsste dann in der entsprechenden Menge ausgetreten sein, und die unversehrte Eihälfte müsste so viel Material neu aus Nichts hervorgebracht haben und zwar auch gleich primär von Anfang an: Eine in unserem Zeitalter etwas gewagte Annahme. Meine wirklichen Halbei-Ganzembryonen dagegen (S. 796 u. f.) bekunden nicht so wunderbare Eigenschaften; sondern sie liegen stets blos an Stelle des entsprechenden halben Eies und sind daher von halber, nicht wie die HERTWIG's (vergl. die Figuren der Tafeln 42 und 43 mit Figur 6 und 7 auf Taf. 43) von ganzer Eigrösse; und die operirte Eihällte liegt daneben.

[[2]) Auf Seite 796 u. f. ist berichtet, dass ich aus wirklich „halben" Froscheiern durch Postgeneration „ganze" Embryonen gezüchtet habe; hier wurde betont, dass O. HERTWIG ganze Embryonen wie früher ich (s. Nr. 22) unter Verwendung von Material der zweiten Eihälfte erhalten hat.

M. VERWORN berichtet dagegen hierüber (Allgemeine Physiologie, Jena 1895, S. 516, Capitel über Entwickelungsmechanik): „Gegenüber den Beobachtungen von ROUX stellte O. HERTWIG fest, dass auch aus einer einzigen Furchungshälfte der Eizelle noch ganze Embryonen sich entwickeln".

Ebenso gewissenhaft sind die weiteren Angaben VERWORN's.

Meine Abhandlungen Nr. 27 und 28 einerseits, Nr. 13 und 18 anderseits sind VERWORN offenbar unbekannt, was ihn jedoch nicht abhält, über die darin niedergelegten Auffassungen zu berichten und z. B. zu sagen: „ROUX's Theorie der Ontogenese ist im Wesentlichen nichts Anderes, als die alte Präformationslehre HALLER's in modernem Gewande". (Vergl. dazu die Stichwörter Epigenesis und Evolution des Registers und den dazu gehörigen Text.)

Diesem Grade von Gewissenhaftigkeit entspricht weiterhin auch der Werth

Ob an den Eiern dieser Embryonen HERTWIG's ursprünglich die ganze zweite Eihälfte zerstört war und erst später wieder mit in Verwendung gezogen worden ist, oder ob schon frühzeitig diese Theile der zweiten Eihälfte mit in die Entwickelung einbezogen wurden, lässt sich bei dem Fehlen jeder Angabe über die individuelle Geschichte dieser Eier nachträglich nicht mehr beurtheilen.

Gleichwohl resumirt HERTWIG Seite 791 § 10: „Bei vollständiger Zerstörung" von „einer der beiden ersten Theilhälften" des Eies (durch eine erwärmte Nadel oder durch den gal- [**256**] vanischen Strom) entwickelt sich die überlebende „Hälfte" zu einem ziemlich normal beschaffenen, nur mit Defecten an untergeordneten Körpergegenden versehenen Embryo", und

Seite 792 § 14: „Es findet weder eine Wiederbelebung[1]) der zerstörten Eihälfte noch der von ROUX beschriebene Process der Postgeneration statt."

Ich habe auf dem Anatomencongress in Wien Querschnitte von Hemiembryones laterales unter dem Demonstrationsmicroscop herumgegeben, an welchen die eine Eihälfte noch ganz unentwickelt war und die entwickelte sich noch ganz eben gegen dieselbe abgrenzte. An einem Objecte hatte sich der Complex der Dotterzellen der entwickelten Hälfte bereits etwas gerundet und in die todte Hälfte vorgewölbt; dies wurde hinterher von einem Collegen erwähnt. Man ersieht daraus, wie genau beobachtet wurde; und ich glaube kaum, dass Jemand es übersehen haben würde, wenn mehr als das halbe Medullarrohr und als eine Antimere des Mittelblattes vorhanden gewesen wäre; und ich selber würde das wohl auch kaum übersehen haben. Und nur zu oft haben sich zu meinem Bedauern solche reinen Hemiembryonen, indem ich sie möglichst alt

der sachlichen Urtheile und der Einsicht des Autors in die Natur der Probleme der Entwickelungsmechanik.

So erfreulich und wünschenswerth es ist, dass Physiologen anfangen, in ihren Lehrbüchern und sonstigen allgemeineren Darstellungen auch die Entwickelungsmechanik zu berücksichtigen, so ist es doch nicht genügend, dass dies, wie im vorliegenden Falle, wesentlich durch Excerpiren einer der flüchtigen, halb populären Darstellungen geschehe, wie sie jetzt leider schon von einigen Autoren verbreitet werden.]

1) Siehe Seite 480 Anm.

züchten wollte, um zu sehen, wie weit die hemiplastische Entwickelung gehen kann, zu ganzen Embryonen postgenerirt.

Es muss ferner als ein besonders günstiger Umstand angesehen werden, dass beim Amphibien- und Ctenophorenei die Postgeneration so verzögert ist, dass wir eine grosse Strecke weit erkennen können, was die „normale s. typische" Entwickelung für sich leistet; denn da bei den meisten anderen Thieren die Entwickelungsmechanismen, welche die Wiederherstellung eines defecten Ganzen anbahnen, viel früher, zum Theil schon fast sogleich nach dem Defect activirt werden, würden wir ohne dieses Verhalten der ersteren Gruppen die besonderen Leistungen der „typischen" Entwickelung gar nicht haben erkennen können (s. S. 830).

Mit den unzweifelhaften Hemiembryones laterales und anteriores ist auch das Vorkommen der gleichfalls von Hertwig geleugneten, ihnen entsprechenden echten Semigastrulae wohl bereits sehr wahrscheinlich gemacht; doch habe ich auch davon nach der Publication meiner Abhandlung von 1888 (Nr. 22) noch mehrere Objecte im richtigen Stadium gefasst, microtomirt und zwei davon in Wien demonstrirt.

I. a) Natürliche Entstehung von Hemiembryonen.

[**257**] Auch derjenige, dem es nicht gelungen ist, künstliche Hemiembryonen auf diese einfache Weise zu erhalten, braucht deshalb noch nicht auf ihre Wahrnehmung zu verzichten, denn es giebt auch eine natürliche Entstehung von Hemiembryonen. Am Ende der oft durch anhaltende Kälte im Frühjahre, oder der künstlich (durch das oben erwähnte getrennte Aufbewahren der weiblichen und männlichen Frösche) verzögerten Laichung stirbt nämlich häufig bei der Entwickelung eine der beiden ersten (resp. eine oder zwei der vier ersten) Furchungszellen von selber ab; und man braucht blos wie oben 24—30 Stunden nach der Befruchtung die wirklich blos halbgefurchten Eier auszulesen, um dann aus ihnen die schönsten und

ältesten Hemiembryonen hervorgehen zu sehen; letzteres da bei diesen Eiern oft die Postgeneration unter Verwendung der nicht entwickelten Eihälfte in Folge Zersetzung derselben, erst später, ja viel später ein, als bei den am Anfang der Laichperiode operirten Eiern eintritt.

Gegen Ende der Laichperiode erhält man auch durch Operation viel leichter reine Hemiembryonen. Dies weist darauf hin, dass entweder das Selbstregulationsvermögen, welches die Bildung normaler Producte trotz stattgehabter Störungen ermöglicht (wozu auch die Fähigkeit der Postgeneration gehört) durch die mit der Verzögerung der Laichung eintretende Schädigung „früher" vermindert wird, als die Fähigkeit der „normalen" Entwickelung oder einfacher, dass in Folge von Verzögerung der Laichung der Zellkern und Dotter leichter zum Absterben resp. zur Zersetzung neigt, als an noch jugendfrischen Eiern, so dass der Dotter auch der Reorganisation resp. seiner Wiederverwendung, sei es auch blos als Nahrungsmittel, mehr widersteht.

II. Hervorbringung im Voraus „bestimmter" Hemiembryonen.

Ich habe ferner angegeben, dass man im Voraus bestimmen kann, ob aus einem Ei, dessen eine der beiden ersten Furchungszellen zerstört wurde, ein rechter oder linker oder vorderer halber Embryo hervorgehen wird.

Diese Bestimmung beruht auf der im Jahre 1883 für die normale Entwickelung von Rana esculenta durch mich (s. S. 925), im selben Jahre für Eier in Zwangslage durch Pflüger gemachten Beobachtung, dass diejenige Seite des Eies, an der der helle Pol weiter aufwärts reicht, einer bestimmten Seite des Embryo, nämlich der Anlagestelle des Urmundes und damit der cephalen Seite entspricht. Die Ermittelung dieser fundamentalen, von Born und mir noch hundertfach bestätigten Thatsache, an welche in verschiedenen meiner Arbeiten angeknüpft wird, ist jedoch O. Hertwig ganz unbekannt geblieben; wie daraus hervorgeht, dass er sie selber erst in diesem Jahre neu entdeckt zu haben glaubt (Sitzungsbericht der kgl. preuss. Acad. d. Wiss., 1893, XXIV).

[258] Ich habe zu dieser Vorausbestimmung der Natur der Halb-

bildungen zwei Methoden verwendet, eine einfachere und eine umständlichere; letztere hat aber den Vorzug grösserer Sicherheit.

a. Die einfachere Methode ist folgende:

Da von den nach der oben angegebenen Weise behandelten Eiern in Folge des frühzeitigen Abgiessens des Wassers viele etwas in Zwangslage geblieben sind, so hat man auch, selbst wenn man mit Rana fusca arbeitet, immer eine Anzahl Eier, an welchen der weisse Pol an einer Seite des Eies von oben sichtbar ist, was bei diesem Frosch normal gewöhnlich nicht der Fall ist. Stellt man nach der ersten oder zweiten Furchung diese die Kopfhälfte des Embryo darstellende Hälfte des Eies bei Besichtigung von oben distal von sich, so entspricht dann die nach unserer rechten Seite gelegene Eihälfte der linken Antimere des Embryo; theilt die erste Furchung dies Oberflächenbild symmetrisch, so kann man durch entsprechende Zerstörungen rechte oder linke halbe Embryonen hervorbringen; steht die erste Furche quer, so sticht man die oben dunkle Eihälfte an, um aus der anderen Hemiembryones anteriores zu erhalten; die oben schwarze, also caudale Eihälfte dagegen entwickelt sich nach Zerstörung der anderen Hälfte nur sehr selten bis zum Erkennbarwerden der Medullarwülste an ihr, also zu Andeutungen von Hemiembryones posteriores (s. S. 447).

Man muss also jetzt beim Anstechen genau auf die vorherige Stellung des Eies achten und das Ei nach der Operation sogleich ausschneiden und in die entsprechende von drei vorher zurecht gestellten und auf rechte, linke und vordere Halbeibildungen etiquettirte Schale legen. Die übrige Behandlung der Eier erfolgt genau, wie oben angegeben wurde. Ist das Ei schon zweimal gefurcht, so hat man die Wahl, welches der neben einander liegenden Zellpaare man anstechen will.

Dabei kommen aber doch noch leicht Irrthümer vor, da der Erfolg der Operation nicht selten ein anderer ist, als man beabsichtigte; ein Mal, weil eine Zelle, die getödtet werden sollte, nicht oder nicht ganz abstarb; oder indem eine Zelle, die unversehrt bleiben sollte, angesengt oder durch Druck zum Theil entleert wurde und sich gar nicht oder nur theilweise entwickelte. Diese Abweichungen

können besonders bei Anstich nach der zweiten Furchung zu groben Irrthümern Veranlassung geben. Zur Verhütung dieser ist es nöthig, die einzelnen Eier getrennt zu halten und das besondere Geschehen an jedem derselben durch häufige Beobachtung festzustellen.

Diesem Zwecke dient die zweite von mir angewandte Methode.

Zu dieser sind nöthig: runde Glasscheiben von 3 cm Durchmesser, von denen jede nahe der Mitte einen mit dem Diamant gezogenen [**259**] Pfeil eingeritzt enthält; ferner Glasschalen mit innen und aussen ebenem Boden, in welche diese Scheiben mit der Pincette bequem hineingelegt werden können und wagrecht aufliegen. Aussen ist an jede dieser Schalen auf dem Boden, etwas seitlich, ein oblonger Papierstreifen, etwa von halber Handgrösse, geklebt, den Boden nur zu einem Viertel seiner Breite bedeckend.

Auf jede solche Glasplatte wird, bevor sie in die Schale gelegt wird, ein Ei, das mit einer gut polirten, nach jedem einzelnen Gebrauch stets frisch am Handtuch abgewischten Lancette vorsichtig ohne jede Quetschung dem Uterus enthoben ist, so aufgesetzt, dass seine Eiaxe annähernd wagrecht, mit dem hellen Pol etwas abwärts geneigt steht. Darauf wird mit einem feinen Haarpinsel ein grosser Tropfen Samen zugesetzt und um das Ei ringsum am Boden vertheilt, derart, dass das Ei hinterher noch ein gut Theil Weisses nach oben wendet. Nachdem man etwa 6 Eier so aufgesetzt hat, wird mit einem grossen Pinsel allen der Reihe nach Wasser in mehreren Tropfen zugesetzt; 10 Minuten nach der Besamung wird in jede Schale Wasser so reichlich zugegossen, dass es über dem Ei übersteht; weiterhin wird das Ei in Bezug auf Wasser und Bedeckung etc. so behandelt, wie oben angegeben wurde. Eine Stunde nach der Besamung wird jedes Ei zum ersten Mal gezeichnet. Dazu wird die Glasschale so gedreht, dass der Zettel nach unserer rechten Hand liegt; die Glasscheibe wird vor jeder Zeichnungsaufnahme so gedreht, dass der Pfeil die Spitze immer nach ein und derselben Seite, z. B. distal von uns, wendet und parallel dem angeklebten Rande des Papieres steht. Die Zeichnung giebt die Ansicht des Eies von oben, mit Wiedergabe der Vertheilung der schwarzen und weissen Theile. Nach dem Beginn der

ersten Furchung wird eine neue Zeichnung aufgenommen und die Richtung der ersten Furche genau in dieselbe eingetragen. Nach der Vollendung der Operation wird die jetzige Einstellung verglichen mit der früheren, bei eingetretener Aenderung der Einstellung ein neues Bild aufgenommen und die Ein- und auch Ausstichstelle sowie etwaige durch Verfärbung kenntliche Versengungen und die Stellung des Extraovates in das Bild eingetragen. Sehr nützlich erweist es sich, das Ei auch von unten zu besichtigen und zu zeichnen; zu diesem Zwecke wird ein Spiegelglas untergelegt und ein Tropfen Wasser darauf gegeben, ehe die Schale darauf kommt; in die Schale kommt gleichfalls ein Tropfen Wasser.

Einige Stunden, sowie Abends und am nächsten Morgen nach der Operation werden neue Zeichnungen angefertigt und dabei besonders darauf geachtet, ob wirklich die Zerstörung unserer Absicht entsprochen hat; denn nur bei denjenigen Eiern, bei welchen dies der [**260**] Fall war, kann unsere Prognose sich nach der Medullarwulstbildung bestätigen.

Zugleich sei eine **historische** Bemerkung über die Methode der Zerstörung von Furchungszellen durch Anstich gestattet. Hertwig sagt Seite 739:

„Chabry stellte seine Experimente (1887) am Ei von Ascidien an, indem er bestimmte Furchungszellen durch Anstechen mit feinsten Glasnadeln vernichtete."

„Bald darauf hat Roux entsprechende Experimente am Froschei ausgeführt." Hertwig citirt diese Methode danach unter dem Namen „das Chabry-Roux'sche Experiment".

Dies Verhalten Hertwig's deutet an, dass ich in diesem Versuche der Nachfolger Chabry's gewesen wäre. Ich habe jedoch die ersten Anstichversuche am Froschei im Jahre 1882 (s. S. 154) gemacht und das Hauptergebniss derselben, dass circumscripte Defecte am Ei blos circumscripte Störungen, besonders circumscripte Defecte am Embryo zur Folge haben, am 15. Februar 1884 in der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur mitgetheilt. Diese und die darauf im Frühjahre 1884 gewonnenen Versuchsergebnisse wurden im Dec. 1884

der Zeitschrift für Biologie übergeben; Ende Juni **1885** erhielt ich die Separatabzüge, von denen einer Herrn G. Pouchet zugesandt wurde. Herr Pouchet dankte per Postkarte für die Zusendung der „interessanten Abhandlung". Chabry, welcher bei Pouchet arbeitete, publicirte **1887** eine umfängliche Abhandlung unter dem Titel: „Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples" [1]), deren Untersuchungen nach S. 4 in den Jahren 1885 und 1886 ausgeführt wurden. Die Ascidien laichen im April bis September. Im Jahre vorher hatte er schon (nach S. 72) wiederholt „abnorme Furchungen" am Ascidienei gesehen.

Da der aus einer Titelübersicht mir bekannt gewordene Titel von Chabry's Abhandlung auf keine Beziehung zu meiner im Jahre 1888 veröffentlichten zweiten Abhandlung über die halben Embryonen hindeutete, habe ich dieselbe damals nicht eingesehen. Als ich jedoch später aus einem Referat von dieser Beziehung Kenntniss erhalten hatte, erbat ich die an einem für mich schwer zugänglichen Ort abgedruckte Arbeit von ihrem Autor. Nach ihrer Lectüre war ich erfreut über die mit den meinen übereinstimmenden Ergebnisse derselben, andererseits aber etwas erstaunt darüber, dass Chabry meiner [**261**] Priorität nicht gedenkt und angiebt, mit diesen Versuchen „ein ganz neues Gebiet eröffnet zu haben" (vergleiche oben S. 154), obschon sein Lehrer meine Abhandlung kurz nach dem Beginne von Chabry's Untersuchung erhalten hatte. Wenn Chabry diese ausgedehnte Arbeit mit der mitgetheilten Untersuchung der normalen Entwickelung begonnen hat, dann liegt chronologisch die Möglichkeit vor, dass er überhaupt erst durch meine Abhandlung zu seinen Anstichversuchen angeregt worden sei; doch spricht gegen diese Sachlage, dass er meine Arbeit in seiner Publication nicht erwähnt. Jedenfalls aber ist meine Priorität in Bezug auf diese Versuchsweise ausser Zweifel.

Gegenwärtig bin ich, wohl nicht mit Unrecht, verwundert, dass O. Hertwig diesen ersten Beitrag zur Entwickelungsmechanik (Nr. 18) (vom Jahre 1885), in welchem auf 25 Seiten über solche Anstichversuche

[1]) Thèses présentées à la faculté des sciences de Paris, Série A, Nr. 90. Paris 1887.

am Ei in allen Stadien von der Befruchtung bis zum Embryo von mir berichtet wird[1]), nicht kennt, obgleich diese Arbeit auch ihm zugesandt wurde und in mehreren Abhandlungen von anderen Autoren und mir darauf Bezug genommen worden ist; den Titel führt er jedoch in dem Litteraturverzeichniss seiner jüngsten Abhandlung auf.

Ich habe es O. HERTWIG schon ein Mal nahe gelegt (s. S. 830), meine Arbeiten mit mehr Sorgfalt zu lesen, soweit er auf demselben Gebiete mit mir arbeitet; damit er sowohl über das bereits Ermittelte unterrichtet sei, als auch, um nicht weiterhin irrthümliche Behauptungen über meine Ansichten zu verbreiten.

Seine jüngste Arbeit veranlasst mich, diese Bitte zu wiederholen, durch deren Erfüllung manche Differenz und nachträgliche Auseinandersetzung in Zukunft vermieden werden würde.

Zunächst verwahre ich mich gegen die bereits zwei Mal zurückgewiesene (s. Nr. 26 und 27) irrthümliche Angabe HERTWIG's, dass ich reiner „Evolutionist“ sei. Ich habe es von Anfang meiner Untersuchungen an als eine Aufgabe derselben bezeichnet, den Antheil sowohl der „correlativen Differenzirung“ wie der „Selbstdifferenzirung“ an der individuellen Entwickelung zu ermitteln, und habe auch beiderlei Vorgänge nachgewiesen. Ich nehme daher eine Mittelstellung zwischen WEISMANN, dem reinen Evolutionisten, und O. HERTWIG, dem reinen Epigenetiker, ein. O. HERTWIG hat übrigens bereits eine Schwenkung nach meiner Seite hin gemacht; allerdings wieder ohne meiner dabei entsprechende Erwähnung zu thun. Die jetzt von ihm ausgesprochene Ansicht, dass eine epigenetische Theorie sich mit einer [**262**] tieferen Auffassung der Evolutionslehre wohl vereinbaren lässt“ (S. 662), ist bereits in der Einleitung meiner Beiträge zur Entwickelungsmechanik im Jahre 1885 (s. Nr. 13) ausführlich begründet worden.

[1]) Trotz der besonderen Schwierigkeiten, welche gerade dieses Material für solche Versuche darbietet (s. S. 788), wurde bereits in dieser ersten Abhandlung auch schon über einige erhaltene reine Halbbildungen: Semimorulae und Hemiembryones berichtet (s. S. 161 u. 174).]

III. Wirkung der „Deformation" in der Furchung begriffener Eier auf die Stellung der Medianebene zu den ersten Furchungsrichtungen.

[**265**] Der andere Versuch, auf dessen Ergebniss O. HERTWIG seine, der meinen entgegengesetzte, Auffassung einiger Vorgänge der ersten Entwickelung begründet, besteht darin, dass er wie früher PFLÜGER und ich (s. S. 838) Eier zwischen wagrechte, senkrechte oder schiefstehende Platten presste, die Richtung der ersten Furche markirte und später beobachtete, dass die Richtung der Medianebene nicht damit übereinstimmte; während ich an „normal" aufgesetzten und durch reichlichen Zusatz von Wasser zwanglos gehaltenen also nicht deformirten Eiern im Jahre 1883 eine Uebereinstimmung beider Richtungen beobachtet und publicirt hatte (Nr. 16). Mein damaliger Befund hat sich bei späteren mehrfachen Wiederholungen dieses Versuches stets bestätigt.

[**266**] Schon auf die vorläufige Mittheilung O. HERTWIG's hin habe ich in Bd. VIII, S. 606 dieser Zeitschrift (s. Nr. 29) mitgetheilt, dass ich die gleichen Deformations-Versuche wie jüngst HERTWIG bereits in den Jahren 1885—1887 gemacht habe, zuletzt mit 80 Proc. Uebereinstimmungen zwischen der Richtung der Medianebene des Embryo; ich habe aber hinzugefügt, dass bei diesen Versuchen mehrere nicht ganz zu beseitigende und durch eingehende Erwägung und Abrechnung aller störenden Componenten nur theilweise zu reducirende Fehlerquellen vorhanden sind. Zu der angekündigten ausführlicheren Mittheilung über diese Versuche bin ich in Folge anderweiter Inanspruchnahme noch nicht gekommen. Dieselbe erscheint mir jetzt auch weniger dringlich, weil inzwischen G. BORN (in derselben Nummer dieser Zeitschrift, in welcher meine kurze Mittheilung erschien), eine Arbeit publicirt hat, in der über die gleichen Versuche ausführlich berichtet wird (Ueber Druckversuche an Froscheiern, anat. Anz. 1893, S. 609—627).

Dieser gewissenhafte Forscher fand bei Eiern, welche durch senkrechte parallele Platten comprimirt waren, gleich mir eine Beziehung zwischen der Lage der Medianebene des Embryo und der ersten Furche, indem die Medianebene meist annähernd

rechtwinkelig zur Ebene der ersten Furche stand (s. S. 924, Anm.).

O. Hertwig hat dasselbe gefunden, unterlässt es aber, diese Uebereinstimmung mit meiner Auffassung zu constatiren und bei seinen Folgerungen entsprechend zu berücksichtigen, in gleicher Weise, wie er dies mit dem einzigen Hemiembryo, den er nach Anstechen des Eies zufällig zur richtigen Zeit beobachtet und so noch als solchen wahrgenommen hat, unterlassen hat[1]).

[1]) In diesem Jahre (1894) hat dagegen G. Born (Neue Compressionsversuche an Froscheiern, vorläufige Mittheilung, Sitzgsber. d. Schles. Ges. f. vaterländ. Cultur, 10. Mai 1894) an einer grösseren Zahl gleichfalls wieder zwischen senkrecht stehenden Platten comprimirten Froscheiern bei ganz besonders darauf gerichteter Sorgfalt nicht mehr das im vorigen Jahre gesehene Verhältniss wahrnehmen können; sondern er fand jetzt ebenso wie bei Eiern, die zwischen geneigten Platten gepresst waren, „absolut keine Beziehung zwischen der Lage des Meridianes des Urmundsanfanges resp. der Meridianebene und der ersten Furche.“ Die Richtigkeit dieses „absolut keiner Beziehung“ könnte jedoch nur durch Messung der Winkel zwischen der ersten Furche und der Medianebene festgestellt werden und wäre blos dann erwiesen, wenn diese Winkel sich auf alle Decaden von 0°—90° gleich vertheilten; Born erwähnt aber solcher Winkelmessungen nicht. Es scheint mir daher doch noch nicht ganz erwiesen, ob nicht auch in diesen „abnormen“ Verhältnissen, wie er und ich 1884 für einfache Zwangslage ohne besondere Deformation ermittelt haben (s. S. 328), bei dieser Deformation noch ein, wenn auch vielleicht geringeres Vorherrschen der Winkel um 0° und um 90° vorkommt (s. S. 331 Anm. u. S. 923); dafür spricht schon, dass er selber, ebenso wie ich und O. Hertwig bei einer geringeren Anzahl von Beobachtungen zunächst ein solches Verhalten entnommen hat.

Ein solches Vorherrschen könnte aber theoretisch von sehr erheblicher Bedeutung werden, denn gerade von diesen feinen Unterschieden hängt jetzt die ganze Deutung der ersten Entwickelungsvorgänge ab (siehe S. 903 u. 912).

Born sagt ferner (S. 2): „dass der Meridian des Urmundsanfanges mit der Medianebene des Embryo zusammenfällt, kann als vollkommen gesichert gelten, da er solches Zusammenfallen auch in diesen Deformationsversuchen beim Auftreten der Rückenwülste bestätigt gefunden hat. Dem entgegen muss ich aufrecht erhalten, dass ich wiederholt bei Zwangslage, besonders bei Combination mit Pressung, Abweichungen des Meridianes der „ersten“ Urmundsanlage von der Richtung der durch die Medullarfurche bezeichneten Medianebene durch sehr häufige, unbemerkte Drehungen des Eies ausschliessende, Beobachtungen sicher constatirt habe (s. S. 267), und dass die Richtung dieser secundären Medianebene in manchen Fällen der Richtung der ersten resp. zweiten Furche näher kam als der erstere Meridian; doch viel häufiger war das umgekehrte Verhalten, und das Nachtwachen, um die Stelle der wirklich ersten Urmundsanlage zu sehen, wurde durch grosse Uebereinstimmung belohnt. Ueber eine eventuelle Ursache abnormer erster Urmundsanlagestelle siehe S. 342 Anm. 2

Von meinen Versuchen mit Eiern, welche zwischen senkrechte Platten gepresst worden waren, sei hier noch mitgetheilt, dass ich die erste Furche häufig, statt senkrecht, stark, bis 25°, geneigt und die zweite Furche zwar rechtwinkelig zu dieser Richtung, aber stark schief zu den Glasplatten fand. Diese Abweichungen von der Norm rühren wohl von stärkerer Schiefstellung der Eiaxe beim Beginne meiner Versuche und von stärkerer Compression als bei den Eiern Born's her.

Bei Compression der Eier zwischen „wagrechte“ Platten fand Born gleich O. Hertwig keine Beziehung mehr zwischen der Richtung der ersten Furche und der Medianebene; er leitet aber daraus wohlbedachter Weise, nicht wie Hertwig, das Fehlen jeder solchen Beziehung ab, sondern führt dies Verhalten unter Berücksichtigung entsprechender Fehlerquellen auf Drehungen der Eier

Es scheint mir ferner zweifelhaft, ob die neue Beobachtung O. Schultze's über die Möglichkeit, die primäre Meridianebene an symmetrischer Ordnung und Grösse der Zellen der Blastula zu erkennen (s. S. 965 Anm.), auch unter diesen abnormen Verhältnissen die primäre Medianebene genau genug sich erweisen wird, da hiebei häufig schon anfangs asymmetrische Furchung vorkommt. Doch müsste dann erst ermittelt werden, wie sich diese primäre Medianebene zur secundären verhält, und worauf eventuelle Abweichungen beider von einander beruhen, ehe so weitgehende Folgerungen, dass die Richtungen der ersten Furchungen unter abnormen Verhältnissen gar keine Beziehungen zur secundären Medianebene hätten, gezogen werden können, und dass die Anordnung der „verschiedenen“ Dottersubstanzen „ganz unumschränkt“, ganz unbeeinflusst durch die Richtungen der ersten Eitheilungen, die Richtungen der Medianebene bestimme, statt blos mit den von mir auf Grund der damals von mir gemachten Beobachtungen angegebenen Einschränkungen (s. S. 335 u. f. und 408).

Und selbst wenn sich die diesjährige Angabe G. Born's in den bezüglichen Theilen vollkommen bestätigen sollte, so wüssten wir darob noch nicht, wodurch diese unter abnormen Verhältnissen hervorgetretene Unabhängigkeit vermittelt wird, ob auf normale Weise, d. h. dadurch, dass nach Driesch und O. Hertwig überhaupt die ersten Furchungen das durch die Befruchtung activirte Kernmaterial qualitativ halbiren oder dass, wie ich es aus mannigfachen Gründen (s. Nr. 27 u. 28) für wahrscheinlich halten würde, in diesen so abnormen Verhältnissen alsdann auch sogleich abnorme mit Activirung von Regulationsmechanismen also von Reserveidioplassonten verbundene Vorgänge eingeleitet werden (s. S. 911 und 928). Mir scheint jedoch, dass die Entscheidung bei diesen Versuchen in die Versuchs- und Beobachtungsfehler-Breite fällt, und dass wir daher die definitive Entscheidung über die beregte wichtige Frage bei anderer Gelegenheit zu gewinnen suchen müssen. (Siehe Nr. 33 und W. Roux, Ueber die verschiedene Bedeutung isolirter Blastomeren, Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. I, S. 597 u. f.)].

zurück. Darin kann ich ihm nur beistimmen, denn es ist mir ge-[267] lungen, durch sehr häufige Beobachtungen am Tage und bei Nacht diese Drehungen in der Periode der Urmundbildung zu constatiren. Ausserdem wird auch die Richtung der ersten Furche während der zweiten und dritten Theilung oft noch erheblich geändert. Da ferner, wie ich sah, dabei die centralen, mehr den normal oberen entsprechenden Zellen sich gegen die peripheren, mehr den normal unteren entsprechenden Zellen verschieben, und man diese Verschiebungen bei diesen Versuchen besonders gut sieht, scheint diese Versuchsanordnung sehr geeignet, um zu ermitteln, ob die unterhalb der ersten wagrechten Furche gelegenen Zellen ausschlaggebender für die Bestimmung der Medianebene sind als die oberhalb davon gelegenen, wie mir dies nach einigen früheren Beobachtungen, deren Aufzeichnungen aber leider in Verlust gerathen sind, in der Erinnerung haftet (s. S. 912).

Doch ist bei diesen Versuchen noch eine nicht vermeidbare Fehlerquelle vorhanden, die auch den sorgfältigen Beobachtungen Born's entgangen zu sein scheint.

Die Richtung der Medianebene wird unter normalen Verhältnissen am frühesten an der Lage der „ersten“ Urmundsanlage erkennbar, indem die erst nach Ausbildung der Medullarwülste direct erkennbare Lage der Meridianebene dem durch diese Stelle gehenden verticalen Eimeridiane entspricht; hat man den Moment der ersten Urmundsanlage verpasst, so darf man ohne wesentlichen Fehler an so normal gehaltenen Eiern diesen Meridian durch die Mitte des Urmundes legen.

Ich habe nun gefunden, dass bei den Versuchen mit Pressung der Eier zwischen Platten die Stelle der „ersten“ Urmundsanlage oft nicht der Medianebene entspricht, ja Abweichungen bis 30° von derselben darbietet, und zweitens, dass die Vergrösserung des Urmundes nicht immer symmetrisch weder zur Stelle der „ersten“ Urmundsanlage noch zur Richtung der späteren Medianebene erfolgt. Auf diese

Abnormitäten habe ich früher schon kurz hingewiesen (s. S. 398, 426 Anm. und S. 342, Anm. 2).

Eine Ursache dieses abnormen Verhaltens erblicke ich darin, dass, wie ich nachgewiesen habe, die Gastrulation des Froscheies durch bilaterale Epibolie, durch Ueberwachung der einen, hellen Seite des Eies von der anderen, pigmentirten Seite aus erfolgt. Die Pressung der Eier kann nun leicht dieses Herabschieben von Material mechanisch hindern (s. S. 922); und da, wie ich experimentell ermittelt habe (Nr. 23), diese Epibolie von beiden Seiten her gegen die Medianebene hin erfolgt, so kann diese Hinderung des Herabwachsens leicht in asymmetrischer Weise erfolgen. Letzteres zeigt die weitere Entwickelung, bei welcher nicht selten ein Medullarwulst weit zurückbleibt und die verticale Meridianebene nicht erreicht, während der andere durch compensatorisches Wachsthum diese Ebene später überschreitet. In Folge des ungleichen specifischen Gewichtes der neuge- [**268**] bildeten Zellen und der Dotterzellen ist damit auch zugleich eine Ursache für die asymmetrische Drehung der Eier gegeben. O. Hertwig hat selber Hemmung bei der Bildung des Urmundes gepresster Eier beobachtet (S. 704).

Kurz vorher macht Hertwig die für die Beurtheilung seiner Versuche wichtige Mittheilung (S. 691), dass ihm „die Musse zu einer continuirlichen, über einen längeren Zeitraum ausgedehnten Untersuchung fehlte"; ferner erwähnt er S. 692: „Als am Nachmittage des anderen Tages die Präparate wieder durchgemustert wurden, hatte der Urmund" u. s. w. Hertwig giebt hier also selber an, dass seine Beobachtungen durch sehr grosse Pausen, sogar von mehr als einer Nacht unterbrochen waren. Es ist daher natürlich, dass er das, was inzwischen geschehen war, nicht wahrgenommen hat.

Aber es ist wohl zu verwundern, dass Hertwig gleichwohl über die Vorgänge während dieser Zeit, insbesondere über das Ausbleiben von Verschiebungen der Eier u. s. w. bestimmt urtheilt und auf so lückenhafte eigene Beobachtungen hin in Fällen, bei denen alles davon abhing, dass keine eventuelle Verschiebung der Wahrnehmung entging, Angaben eines anderen Autors als unrichtig bezeichnet.

Wenn Hertwig öfter beobachtet hätte, würde er auch öfter die Asymmetrien der Urmundbildung bei diesen Versuchen wahrgenommen haben, die hinterher oft nicht mehr von aussen zu erkennen sind. Asymmetrische Entwickelung hat er beim Microtomiren von Embryonen dieser Versuchen selber gefunden, es aber unterlassen, die für die Deutung seiner Versuche nöthige Folgerung daraus zu ziehen.

Vielleicht bestehen noch andere Ursachen für das erwähnte abnorme Verhalten. Es ist sehr zu bedauern, dass wir keinen Anhalt haben, um schon auf dem Blastulastadium das Material des künftigen rechten und linken Medullarwulstes von aussen sicher unterscheiden und daran die *primäre Lagerung der Medianebene* vor dem Eintreten der erwähnten, so leicht störbaren Materialumlagerungen und daher unabhängig von ihnen erkennen zu können[1]).

Diese Verschiebungshemmung habe ich in höchstem Grade bei der Pressung der Eier zwischen verticalen Platten in Gestalt vollkommener Asyntaxia medullaris beobachtet, wobei die Medullarwülste einen das Ei am Aequator rings umziehenden Gürtel bildeten (s. S. 922, ganz wie in Fig. 4, S. 524).

Bezüglich der bei dem höchsten Grade der Asyntaxia [**269**] medullaris vorkommenden Anentoblastia sei erwähnt, dass O. Hertwig diese letztere Bezeichnung von mir als unzutreffend commentirt, weil stets die Dotterzellen, also Entoblast vorhanden wäre. Es ist ihm somit entgangen, dass meine Bezeichnung sich auf den differenzirten Entoblast bezieht, welcher bei der normalen Gastrulation entsteht; als solcher sind aber die Dotterzellen doch wohl nicht anzusehen. Diese nicht differenzirten Dotterzellen sind auch schon an der Blastula vorhanden; es ist aber nicht üblich, dieselben bereits als Entoblast zu bezeichnen (siehe auch S. 782 Anm.).

1) O. Schultze hat hierzu neuerdings berichtet (Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. I, S. 293), dass es ihm gelungen ist, durch genaue Berücksichtigung der Anordnung und Grösse der Zellen der Morula und Blastula die Medianebene an diesen Stadien zu erkennen. Es wäre eine wesentliche Hülfe, wenn sich diese Methode genau und sicher genug für unsere Zwecke auch unter solch' abnormen Verhältnissen erweisen würde (s. S. 962 Anm.).

Dieselben störenden Ursachen wie bei Pressung des Eies zwischen Glasplatten können auch an den von HERTWIG wie früher von mir (S. 302) in Glasröhren aspirirten, und dadurch in abnorme Formen gepressten Eier Abnormitäten und Drehungen hervorbringen. Es muss auch bei diesen Versuchen zunächst durch sehr häufige Beobachtungen unter mehrfacher Abzeichnung der Eier der Einfluss der Drehung und einseitigen Gastrulationshemmung für jedes einzelne Ei geprüft und danach entsprechend durch Interpretation eliminirt werden, wie ich dies seiner Zeit an den zwischen wagrechte Platten gepressten Eiern gethan habe mit dem Ergebniss, dass alsdann statt blos 50—60 Proc. doch noch 80 Proc. Uebereinstimmungen zwischen der Richtung der ersten oder zweiten Furche und der Richtung der Medianebene sich ergaben.

Ob die danach noch verbleibenden 20 Proc. Abweichungen rein auf weiteren Versuchsfehlern oder auf dem von mir anderen Ortes (S. 896 und 907—912) ausführlich behandelten Moment der Umdifferenzirung verlagerter Nebendiffererenzirungszellen durch Differenzirungshauptzellen beruhen, ist vorläufig nicht zu sagen (s. S. 924 Anm.).

Jedenfalls aber wäre es ein directer Fehler, wenn wir aus Versuchen, welche mit solchen, theils überhaupt nicht ganz zu beseitigenden, theils ausserdem noch, wie bei O. HERTWIG auf ungenügender Beobachtung beruhenden Fehlern behaftet sind, gleich diesem Autor die positive Folgerung ableiten wollten, es habe sich das „Fehlen" jeder Beziehung zwischen den ersten Furchungsebenen und der Medianebene ergeben, da bei dieser Sachlage auch eine sehr feste Beziehung zwischen beiden aus der Beobachtung nicht hervorzutreten braucht, ja wenn an mehreren Eiern Drehungen stattfinden, überhaupt nicht hervortreten kann[1]). Ein solcher Schluss

[1]) Man muss sich bei diesen Beobachtungen stets gegenwärtig halten, dass die von uns aussen am Glas oder auf einem ihm angeklebten Papier gemachte Marke der Richtung der ersten Furche, auf welche wir später die Richtung der Medianebene beziehen, ihrerseits in gar keinen inneren Beziehungen zu den Vorgängen im Ei steht und daher, sofern sich das Ei in seiner Hülle dreht, keinen Werth mehr

ist um so weniger zu billigen, wenn bereits andere Thatsachen auf eine solche Beziehung hinweisen (siehe auch S. 103).

Es ist überhaupt nicht rathsam, auf einem noch fremden Gebiete gleich mit den schwereren, vielfachen, Einem selber noch nicht be- [**270**] kannten Fehlerquellen ausgesetzten Versuchen zu beginnen. Ich empfehle anderen Nachuntersuchern, zunächst meine leichteren Versuche mit *normal* aufgesetzten Eiern zu wiederholen und sich zunächst an ihnen ein eigenes Urtheil über die von O. Hertwig in Abrede gestellten Beziehungen zu bilden.

IV. *Meine Methode der Ermittelung der Beziehungen zwischen der Richtung der ersten Furchungsebene und der Medianebene unter „normalen" Verhältnissen* ist folgende (s. S. 99 u. f.):

Zu ihr bedarf es zweier Glasschalen von 8—10 cm Durchmesser, 1,5 cm hohem Rande, mit innen *ebenem* und aussen glatt geschliffenem Boden und auf letzterem aufgeklebtem Zettel. Ist der Boden nicht eben, so muss man wieder runde Glasscheiben mit eingeritztem Pfeile verwenden, wie oben (S. 954) geschildert worden ist.

Die Eier werden mit der oben erwähnten Lancette einzeln dem weit geöffneten Uterus ohne jede Quetschung derselben enthoben und mit dem hellen Pol nach unten, in Abständen von mindestens 1 cm, zu 6—10 auf den Boden der Glasschale resp. auf die Glasplatte aufgesetzt. Jedem aufgesetzten Ei wird sogleich mit dem feinen Haarpinsel ein Tropfen Samen auf derjenigen Seite zugesetzt, auf welcher zufällig der weisse Pol etwas höher heraufreicht; dadurch senkt sich das Ei nach dieser Seite und erhält eine mehr senkrechte Stellung seiner Eiaxe. Sobald eine Schale bestellt ist, wird sehr vorsichtig langsam

zur Bezeichnung der ersteren Richtung hat. Daher kann diese Methode, wie ich schon in meiner ersten bezüglichen Arbeit (Nr. 16) hervorhob, blos im Falle einer *Constanz* des Verhaltens sichere Schlüsse gestatten; während wir bei *wechselndem* Resultat nicht wissen, wie viel von diesem Wechsel auf die Fehlerquelle der Drehung zu verrechnen ist. Ebenso unzulässig ist es aber, aus *dem nicht deutlichen Hervortreten* einer Beziehung zwischen der Richtung der ersten Furche und der Medianebene des Embryo in *sehr „abnormen" Verhältnissen ein Fehlen dieser Beziehung auch in „normalen" Verhältnissen abzuleiten*, ganz abgesehen davon, dass für letztere sowie für wenig abnorme Verhältnisse (einfache Zwangslage) diese Beziehung unzweifelhaft nachgewiesen ist (s. Nr. 16 u. S. 326).

Wasser bis zur doppelten Höhe der Eier zugegossen und die an ihnen oben haftende Luft abgepinselt, so dass die Eier möglichst rasch und gleichmässig quellen. Verwendet man eine Platte, so wird diese nach der Besetzung mit Eiern vorsichtig auf den Boden der Schale gelegt und danach das Wasser zugegossen. Nach dem Aufgiessen des Wassers wird die Anordnung der Eier rasch auf den Zettel gezeichnet, bei Anwendung der Glasplatte nach Parallelstellung des Pfeiles mit der Kante des angeklebten Zettels, und dabei die Lage der Grenzlinie der hellen und dunklen Hemisphäre jedes Eies eingetragen. Liegt diese Linie, wie bei Rana fusca gewöhnlich, ganz auf der Unterseite, dann geschieht das Abzeichnen unter Benützung eines Spiegels, auf welchen die Schale gesetzt wird. Das Abzeichnen muss deshalb schon so frühzeitig stattfinden, weil immer einige Eier durch ungleiches Haften der Gallerthülle am Boden nach einer Seite hin wieder schiefgestellt werden; besonders ist, soviel ich mich erinnere, eine Neigung der Eier vorhanden, wieder nach derjenigen Stelle des Gefässbodens sich hinzuwenden, an der sie zuerst gehaftet hatten. Da das Ei die ersten 30—45 Minuten nach der Besamung sich innerhalb der noch dicht [**271**] anschliessenden Hülle in Zwangslage befindet, so muss es ebenso lange jede Neigungsänderung seiner Hülle mitmachen; und ich habe gefunden, dass diese, gerade während der eigentlichen Befruchtung vorhandene, nach genügender Quellung schwindende erzwungene Einstellung nicht ohne Einfluss auf die Richtung der ersten Furche ist, indem dadurch schon hervorgebracht werden kann, dass die normale zweite Furche als erste entsteht, zumal bei Rana esculenta (s. S. 396 u. f.).

Eine Stunde nach der Besamung giesst man von einer so angesetzten Schale das Wasser ab und deckt sie zu; eine andere Schale behält das Wasser oder, vielleicht besser, sie erhält nach dem Abgiessen des Wassers $^1/_4$ procentige Kochsalzlösung zum Vergleich der Resultate, wird aber gleichfalls bedeckt; die Lösung muss in ihr so hoch stehen, dass während der ganzen Versuchszeit die Eier die Oberfläche derselben nicht erreichen. Das Zimmer ist 20—21° C warm, damit man recht bald das Stadium der ersten Anlage des Urmundes und weiterhin der Ausbildung der Medullarwülste gewinnt, bevor die

Gallerthülle in der einen Schale zu sehr schrumpft und in der anderen zu sehr quillt; 2¹/₄ Stunden nach der Besamung wird mit einem anderen Farbstift der jetzige Stand des Pigmentrandes in die Eiskizzen eingezeichnet. Darauf wird der erste Anfang der ersten Furchung beobachtet, der am schwarzen Pol und zwar gewöhnlich ausgesprochen auf der der Befruchtungsseite des Eies gegenüberliegenden Eihälfte stattfindet. Nach dem Durchschneiden der ersten Furche durch die obere Hemisphäre wird mit Bleistift die Richtung derselben in die Bilder eingezeichnet und mit I bezeichnet. Sobald die zweite Furche gebildet ist, ist sowohl ihre Richtung, wie die oft dabei entstandene neue Richtung der ersten Furche einzutragen und durch die Bezeichnungen II und Ia zu markiren. Nach der dritten, wagrechten Theilung verschieben sich häufig die oberen Zellen gegen die unteren, manchmal bis 45° (s. S. 911); ich empfehle dann, um weiter als ich zu kommen und gleich die Frage zu entscheiden, ob die oberen oder unteren Zellen für die Bestimmung der Medianebene wichtiger sind, mit besonderer Farbe genau die Richtung des oberen und unteren Stückes der ersten Furchung zu markiren.

Von dem Beginne der ersten Furchung an muss continuirlich beobachtet werden bis nach Vollendung der vierten Furchung, welche häufig auch noch wesentliche, sehr schwer an mehreren Eiern gleichzeitig zu verfolgende Umordnungen bringt. Man hat an zwei Schalen mit je 10 Eiern reichlich zu thun und schon einige Uebung nöthig, um alle für unseren Zweck wichtigen Vorgänge wahrzunehmen. Die Schalen bleiben unverrückt jede auf ihrem Spiegel stehen bis nach Schluss des [**272**] Versuches. In der folgenden Zeit ist wiederholt zu beobachten; und Eier, welche umgefallen sind oder sich verschoben haben, sind sogleich zu entfernen.

Sehr zu empfehlen ist es, die allererste Anlage des Urmundes abzupassen und nach ihrer Lage die Richtung der Medianebene zu bestimmen, da nach dieser Zeit bis zum Auftreten der Medullarwülste, also bis zum Sichtbarwerden der wirklichen Lage der Medianebene, wohl in Folge bei der Gastrulation stattfindender asymmetrischer Verschiebungen des Dotters, nicht selten etwas seitliche Drehungen der Eier vorkommen. Unter den normalen Verhältnissen,

in denen sich unsere Eier befinden, entspricht der durch die Stelle der ersten Urmundsanlage gelegte verticale Eimeridian fast immer der Lage der Meridianebene des Embryo am Ei, das heisst die Ueberwachsung der Unterseite des Eies geschieht von beiden Antimeren her gleich schnell, also symmetrisch zu ersterem Meridian, und daher erfolgt auch die Anlage der Medullarwülste in symmetrischer Lagerung zu ihm. Eine kleine Verzögerung des Herabwachsens von einer Seite her muss unser Urtheil über die normale Richtung der Medianebene schon erheblich irreführen.

Eier vom Ende der Laichperiode, welche beim Herausnehmen aus dem Uterus an einanderkleben, oder gar, wie bei Rana esculenta nicht selten vorkommt, Fäden ziehen, sind zu diesen Versuchen unbrauchbar; solche Eier ändern mit der Quellung der Hülle ihre Stellung durch Hinneigen und Hindrehen nach der früheren Berührungsstelle der Fäden mit dem Glase etc. Jedes Ei muss ferner seitlich vollkommen frei auf dem Boden stehen und darf den Rand des Gefässes oder ein anderes Ei nicht berühren.

Hertwig macht ferner den Einwand gegen mich, ich hätte die Verschiebungen der Furchungszellen, insbesondere die Verhältnisse bei der Brechungsfurche in meinen Folgerungen nicht berücksichtigt. Diese Verhältnisse habe ich seit meinen ersten Versuchen, bei denen ich schon eine Verschiebung der oberen 4 Zellen von 20°—45° gegen die unteren beobachtet habe, wohl erwogen. Die Darlegung der Art, wie ich mir diese Verhältnisse vorstelle, war aber nur in einer grösseren theoretischen Erörterung möglich, welche inzwischen erschienen ist (s. S. 907 u. f.). Ich nehme in diesen Fällen, wie auch bei gepressten Eiern dieselben Vorgänge unter den Zellen an, wie sie bei der Regeneration durch Umdifferenzirung (s. S. 836) von Zellen auch vorkommen; und es ist gewiss ein Vortheil meiner Erklärung, dass ich für die Ausgleichungen bei diesen und anderen [**273**] Störungen keine besonderen Vorgänge anzunehmen brauche, sondern mit den für die Regeneration ohnedies anzunehmenden Vorgängen auskomme und ausserdem zugleich eine Ursache für die Züchtung dieser Vorgänge schon auf niederer Thierstufe selber gewonnen habe (s. S. 911).

Mit der Berichtigung der unrichtigen Beobachtungen O. Hertwig's fallen auch seine darauf sich stützenden Schlüsse hin. Es ist daher nicht nöthig, sie noch im Einzelnen zu widerlegen.

Blos eine, auf gar keine Beobachtung sich stützende, in apodictischer Form geäusserte Behauptung O. Hertwig's sei noch erörtert:

Auf Seite 792 lautet § 12: „Die Entwickelung der nicht verletzten Eihälfte (allein oder zuzüglich eines Bruchstückes der nur theilweise zerstörten anderen Hälfte) geschieht unter Ablauf „derselben Processe“, durch welche die normale Ontogenese der betreffenden Thierart bewirkt wird.“ Und Seite 793 findet sich § 19b des Inhaltes: „Eine Durcheinanderwürfelung des Kernmateriales durch Abänderung des Furchungsprocesses, wodurch in den einzelnen Fällen der Abstammung nach gleichwertige Kerne mit ungleichen Raumtheilen des Eidotters zu Zellen vereinigt werden, hat auf den „Verlauf der Entwickelung keinen Einfluss“.

Dass die primäre Entwickelung einer von der Natur selber gebildeteten und abgegrenzten Eihälfte zu einem normal gestalteten halben Embryo unter den normalen Entwickelungsvorgängen erfolge, habe ich aus bestimmten, dargelegten Gründen angenommen (s. S. 894 und Nr. 33). Für die nachträgliche Weiterbildung desselben und für die Verwendung des Materiales der operirten Hälfte habe ich dagegen Abweichungen von den normalen Vorgängen direct nachgewiesen.

Ich frage nun, woher hat dagegen O. Hertwig die Kenntniss der von mir durch gesperrten Druck markirten, angeblichen Thatsachen?

Hertwig hat keine einzige Beobachtung mitgetheilt, die beweist, dass der Verlauf der Entwickelungsprocesse nach solchen Störungen derselbe ist, wie bei der normalen Entwickelung. Hertwig hat nur die Gestalt schon weit vorgeschrittener Producte dieser Vorgänge beobachtet, und zwar hat er erst so spät beobachtet, dass ihm sogar die vorhergegangene Entstehung der Halbbildungen aus

den halben Eiern entgangen ist. Woher hat er nun [**274**] seine Kenntnisse von den wirklichen Processen geschöpft, dass er eine solche Behauptung aufstellen kann?

Diese Behauptung HERTWIG's schliesst zudem eine petitio principii ein und findet sich in derselben Weise schon bei DRIESCH vor. Ich habe deshalb diesem letzteren Autor gegenüber bereits darauf hingewiesen (S. 841, 843, 885; s. a. S. 93 u. f.), dass wir aus gleicher Form nicht ohne Weiteres auf gleiche Bildungsprocesse schliessen dürfen; denn z. B. die Regeneration in Verlust gerathener Theile verläuft oft unter den Formen der normalen Entwickelung, obschon sie unter zum Theil wesentlich anderen Processen, nämlich unter Umdifferenzirung schon weit differenzirter Zellen, erfolgen muss, da sie von wesentlich anders beschaffenem (hochdifferenzirtem) Material ausgeht als die normale Bildung dieser Theile.

V. Einfluss der „Gestalt" der Furchungszelle auf ihre Theilungsrichtung.

Bezüglich meiner Priorität in Sachen des Beweises der Wirkung der „Gestalt" der Furchungszelle auf die Theilungsrichtung derselben verweise ich auf meine Mittheilung im Zoolog. Anzeiger vorigen Jahres (s. oben S. 927), in der ich schon meinen Antheil an dem wirklichen Nachweis der Wirkung der Gestalt der Furchungszellen auf ihre Theilungsrichtung in Erinnerung gebracht habe. Ich beabsichtigte damals, bald die oben schon erwähnte ausführlichere Arbeit auf Grund des früheren Materiales zu publiciren und versparte auf diese Publication auch die Berichtigung eines bezüglichen Irrthums, der bei Versuchen vom Jahre 1884 (s. S. 302), vorgekommen war.

Da ich jedoch zur Zeit anderweitig zu beschäftigt bin, sei wenigstens dieser Irrthum hier gleich mit abgethan. An der erwähnten Stelle theilte ich unter anderem die auffallende Thatsache mit, dass bei Eiern, welche in eine Glasröhre aspirirt worden waren, fast alle Theilungen ganz oder annähernd rechtwinkelig zur Glasröhre standen, selbst bei solchen Eiern, welche in Rich-

tung der Röhre abgeplattet sich zeigten, welche also dabei nach ihrer grössten Dimension getheilt wurden. Dass diese letztere Thatsache vorkommt, hat sich bei den Wiederholungen des Jahres 1885 als richtig erwiesen; und ich besitze noch 5 solche, von mir als linsenförmig bezeichnete Eier, welche die erste Furche in der grössten Dimension gebildet haben und die stark abgeplattete Gestalt auch noch darbieten, nachdem sie mit der Glasröhre in Wasser von 80° C gebracht, dann nach dem Zerschneiden der Röhre ausgeschält und in Alcohol conservirt worden waren. Diese Thatsache ist aber lange nicht so häufig, als es mir [**275**] damals schien; denn als ich bei der erwähnten Wiederholung des Versuches die Eier unter Opferung der Glasröhren durch Zerschneiden derselben ausschälte, zeigten sich die meisten Eier trotz vorausgegangener Abtödtung in der Glasröhre nach dem Ausschälen ein wenig länglich, statt wie innerhalb der Röhre abgeplattet. Ich brachte daher in eine gleiche Röhre ein in Gallerthülle gehülltes rundes Schrotkorn von Froscheigrösse; und dasselbe zeigte sich danach so vielmehr abgeplattet, als ich erwartet hatte, dass die in der Röhre nur wenig abgeplattet erscheinenden Eier in Wahrheit etwas verlängert gewesen sind, womit die Querstellung ihrer ersten Furche auf eine häufiger ausschlaggebende Componente zurückgeführt ist. Wirklich linsenförmige, auch nach dem Abtödten und Ausschälen noch so gestaltete Eier entstehen überhaupt nur sehr selten; und es war bei mir reiner Zufall, wenn sie gelangen; ich werde die wenigen Eier, die ich von dieser Gestalt habe und welche zugleich, statt wie häufiger in der kleinsten, in der grössten Richtung getheilt sind, wenn es noch möglich ist, microtomiren.

Auch noch andere Beweise dafür, dass die Richtung der Theilung nicht durch eine Tendenz nach der Richtung des „kleinsten Theilungswiderstandes" zu theilen „beherrscht" wird, habe ich [an den zwischen Platten gepressten Eiern mit schief statt rechtwinkelig zu den Platten stehender zweiter Furche (s. oben S. 961 und S. 166)] beobachtet.

Auch habe ich wesentlich denselben Theilungsmodus, wie bei den linsenförmigen Eiern, die Theilung bei Einstellung der Kernspindel in die „kürzeste" Ausdehnung der Proto-

plasmamasse unter ganz anderen Umständen, nämlich bei starker oder geringer Zwangslage des Froscheies wahrgenommen, indem dabei die erste Theilung des Eies in der Richtung der Symmetrieebene der Einstellung erfolgte (s. Nr. 20 und 21). Trotz der rundlichen Gestalt des Eies ist unter diesen Umständen in Folge der zuerst von Born nachgewiesenen, auch von mir häufig gesehenen, aufsteigenden Strömung des Protoplasmas die Protoplasmamasse in Richtung der Symmetrieebene länger als quer dazu. Diese Umgestaltung der Protoplasmamasse ist vielleicht auch mit ein Grund, dass selbst schon bei geringen Zwangslagen, also bei nur wenig zwangsweise schief gestellter Eiaxe die „zweite" Furche häufig zuerst gebildet wird, weil sich dabei die Kernspindel in die grösste Dimension der Protoplasmamasse einstellt. Uebrigens habe ich an bestimmt gestalteten, isolirt gewesenen und wieder vereinigten Furchungszellen auch wiederholt die Kernspindel statt in der durch den Massenmittelpunct gehenden grössten Dimension des Protoplasmas in einer ein wenig, aber deutlich davon abweichenden Richtung stehen sehen[1]; auch kommt es vor, dass die Mitte der Kernspindel nicht im Massenmittelpuncte des protoplasmatischen Zellleibes steht. Diese Verhältnisse sind indess subtil und können nur bei ausführlicher Mittheilung deutlich dargelegt werden.

Für jetzt aber sehen wir so viel; es kommen bei der Be-
[276] stimmung der Zelltheilungsrichtung auch schon an den noch wenig differenzirten „Furchungszellen" verschiedene Componenten zur Geltung, wie es ausser aus den linsenförmigen Eiern auch bereits aus meinen kegelförmig deformirten Eiern (s. S. 303) hervorging.

Es ist somit irrthümlich, wenn O. Hertwig die allerdings augenfälligste Componente, nämlich die Neigung, die Kernspindel in die Richtung der grössten (durch den Massenmittelpunct des Protoplasmaleibes der Furchungszelle gehenden) Dimension einzustellen,

1) Siehe W. Roux, Der Cytotropismus der Furchungszellen. Archiv f. Entwickelungsmechanik Bd. I. 1894. S. 57 Anm.

als die einzige Componente bezeichnet. Bei dieser Fassung lege ich seiner, in allen Auflagen seines Lehrbuches der Entwickelungsgeschichte und in seinem jüngsten Buch über die Zelle und die Gewebe in gleicher Weise wiederkehrenden, nicht klaren Fassung, dass sich die Kernspindel „in die Richtung der grössten Protoplasmamasse“ einstelle, noch die beste Deutung unter.

Wenn man Hertwig's Ausspruch wörtlich nähme, so müsste man fragen: welche Richtung ist gemeint? da ja blos „eine“ Protoplasmamasse vorhanden ist; oder falls Hertwig, an telolecithale Eier anknüpfend, dabei eine Hauptprotoplasmamasse von der mit wenig Protoplasma durchsetzten Dotterkörnermasse sondern will, so ist mit dem Ausdruck „Richtung der grössten (scil. Haupt-) Protoplasmamasse“ überhaupt keine Richtung bezeichnet, da diese Masse unendlich viele Richtungen hat. Auch die beigefügte Erläuterung giebt noch der Mehrdeutigkeit Raum; das ist freilich an sich, wie wir oben sahen, in Folge des Vorhandenseins mehrerer Componenten der Sachlage durchaus angemessen; doch geht aus Hertwig's Darstellung hervor, dass er nicht beabsichtigt hat, dieses anzudeuten [s. auch S. 866][1]).

1) Auf der Versammlung der Anatom. Gesellschaft zu Strassburg im Mai 1894 machte ich zu diesem Verhalten folgende Mittheilung (Verhandlungen der anatom. Gesellsch. 1894, S. 152):

Richtiger ist es, zu sagen: „Die Kernspindel der *„Furchungszellen“* wird bei der Zellleibtheilung in die, resp. in eine Richtung *„festesten Gleichgewichtes“* der *„tractiven“ Einzelwirkungen* der Protoplasmamasse eingestellt. Diese Richtung ist von der „Gestalt“ der Protoplasmamasse abhängig und entspricht überwiegend häufig annähernd oder ganz der „grössten“ durch den Mittelpunct der Protoplasmamasse gehenden Dimension.“ [Die Theilung des Zellleibes erfolgt rechtwinkelig zu dieser Richtung der Kernspindel.]

Diese Richtung des Gleichgewichtes wird aber nicht vollkommen vom Protoplasma allein bestimmt, sondern sie kann, wie ich bereits 1884 und 1885 auf Grund von Experimenten erschlossen habe (s. S. 303), von der Lage der immanenten Theilungsrichtung des Kernes zu den Hauptrichtungen des Protoplasmakörpers abhängig sein; denn ich erhielt bei symmetrisch gestalteten, „linsenförmig“ deformirten, mit der grössten Fläche senkrecht stehenden Froscheiern zwei Prädictionsrichtungen der Spindeleinstellung: die Richtung der grössten und der kleinsten durch den Massenmittelpunct gehenden Dimension, erstere allerdings wieder die überwiegend häufige. Immerhin bekundet dies Verhalten, dass

Zuletzt habe ich noch einige Bemerkungen über die Zusammenfassung der allgemeinen Ergebnisse, die HERTWIG am Ende seiner Arbeit giebt, zu machen. In eine solche Zusammenfassung nimmt man gewöhnlich nur das Neue der eigenen Untersuchung auf und hat dann keine Veranlassung, andere Autoren darin zu citiren. Legt man aber die Ergebnisse des ganzen Gedankenganges der Arbeit in

das gewiss wichtige Bestreben, die beiden Kerntheilungsproducte möglichst weit von einander zu entfernen, nicht ganz fest im Mechanismus der Zellleibtheilung begründet ist. An isolirt gewesenen, danach wieder activ vereinigten und dann an einander abgeplatteten Furchungszellen konnte ich beobachten, dass die Kernspindel sich häufig in eine etwa um $^1/_{10}$ kleinere Dimension als die grösste Dimension einstellte.

Im Frühjahre 1883 habe ich die Idee geäussert, dass bei den Eiern von Ascaris durch Pressung zwischen wagerechte Platten senkrechte Theilung hervorgerufen werden könne (s. S. 118). Meine ersten Experimente über die Einstellung der Kernspindel resp. über die Theilungsrichtung künstlich deformirter Eier fallen jedoch gleich denen PFLÜGER's erst in die Laichperiode des Jahres 1884; ich habe mich aber, in der Absicht, meine Versuche noch weiter zu modificiren, nicht genügend mit der Publication beeilt; so ist es gekommen, dass PFLÜGER eine Druckpriorität von einem Jahre hat (s. S. 302 und 339). PFLÜGER betrachtet aber als die Ursache der einstellenden Wirkung durch Druck deformirter Eier auf die Kernspindel den Druck im Innern des Eies als solchen, ich dagegen sprach aus, dass die durch den Druck dem Eie verliehene „Gestalt“ es ist, was die Einstellung der Kernspindel bedingt, und wies zugleich auf die beiden Prädilectionsrichtungen hin, die aus einer symmetrischen Gestalt sich ergeben. O. HERTWIG hat meine Beobachtungen bis zum vorigen Jahre, in dem er endlich auch Eier gepresst hat, stets unerwähnt gelassen und sie auch dann nur ganz ungenügend berücksichtigt.

Bei den Zellen „differenzirter Gewebe“ scheint die Einstellung der Kernspindel weniger durch die vor der Kerntheilung vorhandene Gestalt der Protoplasmamasse bedingt zu werden als bei den Furchungszellen; denn wenn noch die überwiegende Neigung vorhanden wäre, die Spindel in die präexistirende grösste Dimension der Zelle einzustellen, so müsste einschichtiges Cylinderepithel, da die Theilung rechtwinkelig zur Zellaxe erfolgen würde, durch die Zelltheilung zunächst immer ausgesprochen zweischichtig werden, was nicht der Fall ist; im Gegentheil sieht man an solchem Epithel, dass die Kernspindel statt rechtwinkelig annähernd parallel zur Oberfläche der Schicht orientirt ist und dabei fast in die vorher kleinste Dimension der Zelle, unter allmählicher Vergrösserung derselben, sich einstellt. Doch wird erst noch genauer darauf zu achten sein, wie weit diese Zellen aus wirklich contractionsfähigem Protoplasma bestehen und wie die Dimensionen dieser Protoplasmamasse sich dabei verhalten (s. S. 866 u. 928).

Weiteres über diese Beziehungen siehe in den neueren Arbeiten von M. HEIDENHAIN, Cytomechanische Studien. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. I. S. 473—577 und H. E. ZIEGLER, Ueber Furchung unter Pressung, Verhandl. d. anat. Ges. zu Strassburg, 1894.

der Zusammenfassung dar und nimmt daher in dieselbe auch Ergebnisse auf, deren Priorität einem selber nicht zukommt, denen man blos zustimmt oder die man weiter gestützt hat oder gestützt zu haben glaubt, so ist es wohl das Richtige, die Namen der Autoren, denen die Priorität zukommt, beizufügen, da bei der grossen Fülle von Publicationen die Zusammenfassungen viel mehr Leser finden als die Arbeit selber. Hertwig ist dieser Sitte nicht gefolgt. Daher erscheint der stets überwiegenden Zahl der über die speciellen Ver- [**277**] hältnisse nicht orientirten Leser der ganze Inhalt seiner Zusammenfassung als sein Eigenthum.

Ich beabsichtige in dieser kurzen Mittheilung blos mein eigenes Recht in dieser Hinsicht zu wahren und ersuche daher die Leser Hertwig's, mir die Priorität bezüglich des theilweisen Inhaltes der Paragraphen 2, 6, 7, 8a, c, zweite Nr. 8, 12, 13, 19 und des ganzen Inhaltes von 8g, 11, 17 und 20a zuzuerkennen. Uebrigens hat auch im Contexte Hertwig bei Uebereinstimmung seiner Auffassungen mit den meinigen meine früher erworbenen Rechte nicht gebührend gewahrt.

O. Hertwig fasst im letzten Paragraphen das Gesammtergebniss seiner Arbeit dahin zusammen: „An die Stelle der Mosaiktheorie von Roux und der Keimplasmatheorie von Weismann tritt die Theorie der Entwickelung durch regulirende Wechselbeziehungen der Embryonalzellen (später der Gewebscomplexe und Organe).“

Diese Auffassung, dass die Entwickelung durch regulirende Wechselwirkungen erfolge, ist jedoch nur in der Ausschliesslichkeit Hertwig eigen, in welcher sie hier ausgesprochen wird; nämlich indem dabei der theils von mir entdeckte, theils aus bereits früher vorliegenden Erfahrungen abgeleitete Antheil der „Selbstdifferenzirung“ verworfen wird.

In dieser Ausschliesslichkeit aber kann ich den Satz als durchaus irrthümlich bezeichnen. Auf die wirklich vorkommenden Differenzirungen durch Wechselwirkungen ist lange vor Hertwig von mir hingewiesen worden (siehe Register: Epigenesis, Correlationen).

Wenn erst mehrere Collegen nach den von mir vorstehend mitgetheilten Methoden meine Versuche nachgemacht haben werden und es dabei nicht an Sorgfalt im öfteren Beobachten haben fehlen lassen, dann wird über diese Irrthümer HERTWIG's bald kein Zweifel mehr sein.

Um zum Schluss den präcisen Zusammenfassungen der Auffassungen O. HERTWIG's in seiner Arbeit eine Zusammenfassung des Wesentlichsten meiner bezüglichen Auffassungen gegenüberzustellen, so ziehe ich, unter Uebergehung aller Details, aus den Thatsachen der Entstehung der Hemiembryonen und bezüglicher Missbildungen einerseits, wie andererseits aus den Thatsachen der Regeneration, Postgeneration und aus der Entstehung normal gestalteter Embryonen nach Alteration der Furchung durch Deformation der Eier etc. folgende allgemeine, in früheren Publicationen (Nr. 18, 22, 27 und 28) im Speciellen dargelegte Schlüsse. Denselben sind einige Definitionen vorauszuschicken.

Unter *„Selbstdifferenzirung“* eines von der Natur oder in Gedanken von uns abgegrenzten Theiles verstehe ich, dass die Ur- [**278**] sachen des Specifischen der Differenzirung dieses Theiles in ihm selber gelegen sind (siehe S. 15 und 881). Vorbedingungen dieser Veränderungen, d. h. Componenten, welche nicht das Specifische: die Qualität, den Ort, die Zeit und die Intensität der Veränderung bestimmen, wie z. B. die Zufuhr von Wärme, Sauerstoff und sonstiger Nahrung, können dabei von aussen zugeführt werden, ohne dass die Veränderung dadurch den Charakter der Selbstdifferenzirung in meinem Sinne verliert. Als *abhängige* resp. *correlative Differenzirung* bezeichne ich die Veränderung eines umgrenzten Theiles, sofern, resp. soweit die das specifische Verhalten nach Qualität, Ort, Zeit und Grösse dieser Veränderung bestimmenden Ursachen ausserhalb dieses Theiles gelegen sind; in dem Maasse, als daneben noch „specifische Differenzirungsursachen“ in dem Theile selber sich finden, ist seine Veränderung also soweit zugleich auch als Selbstdifferenzirung und zwar als *unvollkommene Selbstdifferenzirung* charakterisirt. Diese Begriffe beziehen sich somit nur

auf die Localisation der Differenzirungsursachen abgegrenzter Theile oder abgegrenzter ganzer Gebilde, z. B. des ganzen Eies.

Die *„Veränderung oder Differenzirung an sich“ dagegen beruht stets auf Wechselwirkung von Theilen,* da nichts ganz von selber sich verändern kann. Diese die Entwickelung bedingenden Wechselwirkungen will ich *Entwickelungscorrelationen* oder *differenzirende Correlationen* nennen (im Unterschied zu den functionellen Correlationen, s. S. 980); sie liefern (längere oder kürzere Zeit) andauernde neue Gestaltungen, soweit sie nicht selber blos Vorstufen weiterer Gestaltungen sind und bald in diese übergeführt werden (Genaueres siehe S. 906 u. f.).

Während der *Furchung des Eies* nun werden nach meiner Auffassung Theile gebildet und durch die Furchung von einander gesondert, denen *bei vollkommen normalem, von „jeder“ Störung freiem Verlauf der Entwickelung* ein hohes Maass von *„Selbstdifferenzirung“* zukommt.

Diese Selbstdifferenzirung ist bei den beiden ersten Blastomeren und bei der Gesammtheit der Nachkommen jedes derselben am grössten, das heisst am vollkommensten und am weitesten in der Entwickelung fortschreitend derart, dass bei manchen Thieren, bei denen durch den Defect nicht rechtzeitig Postgenerationsmechanismen activirt werden, aus jedem isolirten Blastomer ein normal gebildeter halber Embryo hervorgeht; diese Selbstdifferenzirung einzelner Blastomere nimmt aber, wie es scheint, mit der weiteren Selbsttheilung des Eies ab (s. S. 782). Doch giebt es auch später noch Zellcomplexe, selbst solche, die nicht die ganze Nachkommenschaft einer früheren Furchungszelle darstellen, welche gleichwohl in hohem Maasse der Selbstdifferenzirung fähig sind, wie z. B. grosse Abschnitte des Nervenrohres, die primäre Augenblase, grosse Abschnitte des Darmtractus (z. B. in Teratomen und im sogenannten Amorphus) u. s. w. [**279**] Je kleiner solche nicht von der Natur selber abgegliederten Theile eines Gebildes sind, um so weniger weit scheint ceteris paribus im Allgemeinen ihre Selbstdifferenzirung zu gehen.

Also die *„normalen“* ***Entwickelungsfunctionen*** sind anfangs an einzelne, von der Entwickelung selber geson-

derte Theile gebunden und können sich in diesen Theilen mehr oder weniger weit selbstständig vollziehen.

Den Entwickelungsfunctionen stelle ich die blossen ***„Erhaltungsfunctionen"***, welche bisher fast alleiniger Forschungsgegenstand der Physiologen gewesen sind, gegenüber, ohne an dieser Stelle auf die damit ausgesprochene Hypothese des Bestehens von den Entwickelungsfunctionen gesonderter erhaltender Functionen weiter einzugehen. Die Erhaltungsfunctionen treten am sich entwickelnden Organismus im Allgemeinen um so später auf, je vollkommener der sog. „Embryonalzustand" der ersten Entwickelung ist, d. h. je vollkommener der Abschluss des Eies von der Aussenwelt ist und auf je längere Zeit das Ei mit Nahrung versorgt ist oder wird. Doch macht die Nothwendigkeit der Vertheilung der Nahrung durch die Herzthätigkeit und durch die Blutgefässe diesem Zustande zuerst bezüglich dieses Organsystemes ein Ende.

Durch den Beginn der „Erhaltungsfunctionen" in dem bereits Entwickelten treten auch unter den selbstständig gebildeten Theilen immer innigere sog. *„functionelle Wechselwirkungen"* auf. Die functionellen Wechselwirkungen dienen aber häufig nicht blos der Erhaltung des bereits Gebildeten, sondern ihnen kommen nebenbei auch dauernd gestaltende, also differenzirende Wirkungen (als „functionelle Anpassungen") zu; sie sind also in einem gewissen Grade zugleich auch „differenzirende Correlationen". Im Vorschreiten der individuellen Entwickelung nehmen allmählich die reinen Entwickelungsfunctionen, später auch die differenzirenden Wirkungen der Erhaltungsfunctionen ab (s. S. 348 u. f.).

Bisher haben wir blos die *„vollkommen" typische, nicht der „geringsten" Störung unterliegende Entwickelung charakterisirt* (s. S. 843), die von mir als directe s. typische Entwickelung bezeichnet worden ist, weil sie vom Ei auf directem, d. h. typischem Wege zum typischen Endzustand führt.

Dieselbe kommt aber ganz rein für sich wohl nicht vor (s. I S. 224, II S. 904 und 911); denn *schon die geringsten Abweichungen*, wie z. B. die so häufigen *Verschiebungen der Furchungszellen* (s. S. 111 u. 911), die als Folgen des mechanischen

Bestrebens die Oberflächenspannung der Zellen zu vermindern, stattfinden, *wecken* und *activiren* neue Mechanismen: *die Mechanismen der Selbstregulation*[1]). Wenn diese letzteren in Thätigkeit treten, werden die ab- [**280**] norm gelagerten oder abnorm beschaffenen Theile unter die regulatorisch differenzirenden Wirkungen ihrer Umgebung gestellt. *Diese Regulationsmechanismen werden geweckt durch jede „Störung" des normalen Zustandes*: durch abnorme Lagerung, durch zeitlich oder qualitativ abnorme Veränderung oder durch Defect von Theilen (s. S. 904—912). Wenn es eine Entwickelung ohne jede Variation, eine bis in alle kleinsten Vorgänge hinein typische Entwickelung eines Eies gäbe, würden bei diesem Ei die Selbstregulationsmechanismen nach meiner Meinung gar nicht in Thätigkeit treten (wohl aber natürlich die typischen differenzirenden Correlationen).

Da jedoch das Ei bei seiner Entwickelung von äusseren Bedingungen abhängig ist, indem es theils Ruhe (Schutz vor mechanischen Einwirkungen), theils umgekehrt Erschütterung (manche Fischeier), ferner Zufuhr von Wärme, Sauerstoff und anderer Nahrung braucht, so ist schon durch das „Variiren" dieser Factoren eine Bethätigung der Selbstregulation auch bei der sogenannten normalen Entwickelung in gewissem, aber geringem Grade nöthig, ganz abgesehen von kleinen Unvollkommenheiten der directen Entwickelung selber (s. I S. 220).

Und eben desshalb, *weil nie „vollkommen" typische Entwickelung möglich war*, konnten zunächst blos solche Lebewesen entstehen, welche vom Anfang ihrer Entwickelung an dieses *Regulationsvermögen* besassen (s. S. 911); bei den meisten niederen Thieren ist dies in dem Maasse vorhanden, dass nach Zerstörung einer der beiden Furchungszellen diese Selbstregulationsmechanismen sehr bald geweckt werden und dadurch entsprechend

[1]) Da auch der physiologische Tod der Gewebebestandtheile wohl nicht typisch, d. h. für jede einzelne Zelle etc. zu von Anfang der Ontogenese an normirter Zeit stattfindet, so muss auch der Ersatz derselben, die physiologische Regeneration atypisch, also auf dem Wege der Selbstregulation vor sich gehen.]

bald, bei einigen (z. B. Amphioxus) scheinbar sogleich, das „Ganze" wieder hergestellt wird.

Je mehr aber bei den höheren Organismen die Entwickelungsmechanismen fester geworden sind und je mehr Selbstschutz vor Störungen durch Mitgabe von Nahrungsdotter, durch eine schützende Hülle oder zuletzt durch Einschluss in den Mutterleib und mit diesem Sicherung einer constanten Temperatur, Nahrung und Schutz vor äusseren Einwirkungen erlangt worden ist, um so mehr tritt der Antheil der „Selbstregulation" auf den frühen Stufen der individuellen Entwickelung gegen die „Selbstdifferenzirung" einzelner Theile zurück[1]).

Dies ist bei den am meisten geschützten Embryonen der Säuger in so hohem Maasse der Fall, dass bis fast zur normalen Geburt gereifte Halbbildungen (Roux, Eckhardt [S. 828]) und reife Embryonen mit anderen grossen Defecten, der Acormus und der Acephalus entstehen; ferner gehören hierher der Amorphus und die Teratome, letztere beiden wegen ihrer oft normal gestalteten, weit entwickelten isolirten Organe.

[**281**] Alle diese thierischen und menschlichen Defect-Missbildungen der Mammalia legen unzweideutiges Zeugniss dafür ab, dass die Postgeneration resp. Regeneration, also die „*Selbstregulation*" oder die „regulirenden Wechselbeziehungen" *bei diesen Lebewesen nur in sehr unvollkommener Weise thätig sind*, dass dagegen die „*Selbstdifferenzirung*" auf früher oder erst auf späterer Stufe isolirter Theile (des Eies resp. des Embryo) *eine sehr grosse ist.*

Wenn bei einem Säugethier noch kein so junger Hemiembryo anterior oder posterior, wie ich sie beim Frosche hervorgebracht habe, beobachtet worden ist, und wenn auch bei den menschlichen Acormis und Acephalis alle Uebergangsstufen von geringen Defecten durch das Stadium der Halbbildung hindurch bis zum Fehlen von etwa

[1]) Obschon also nie ein Individuum ganz allein durch die „directe s. typische Entwickelung" entsteht, so muss diese Art der Entwickelung doch möglichst streng von der indirecten s. regulatorischen Entwickelung geschieden werden, da die Processe beider wesentlich verschieden sind, siehe Nr. 27. S. 843 u. Nr. 33.]

Dreiviertel des Embryo und noch mehr vorkommen, so ist doch kein Zweifel, dass bei diesen Missbildungen nach der Zerstörung früher vorhandener Theile die übrig gebliebenen Theile sich noch lange Zeit und zwar (von der Nachbarschaft der Grenzfläche gegen den Defect abgesehen) oft in wesentlich normaler Weise weiter entwickelt haben.

Daraus erkennen wir, dass die von Hertwig in Abrede gestellte *„Selbstdifferenzirung“* von Theilen des gefurchten Eies oder des Embryos *in hohem Maasse sogar „Stücken“ des Embryo zukommt*, welche nicht früheren einzelnen Furchungszellen (also nicht durch die normale Entwickelung selber und von vornherein abgegrenzten Stücken des Eies) entsprechen.

Weiteres hierüber, insbesondere auch über die gleiche Bedeutung der unvollkommenen Doppelbildungen, findet sich auf Seite 859 sowie Seite 201 u. f. mitgetheilt.

Die *Entwickelung durch Vermittelung der Selbstregulation ist nicht mehr „directe“* s. *typische, sondern „indirecte“ Entwickelung* (s. S. 843). In letzterer ist die Selbstdifferenzirung von Theilen um so mehr beschränkt, je mehr regulirt wird; an ihre Stelle tritt also in entsprechendem Maasse die abhängige Differenzirung dieser Theile.

Innsbruck, im Januar 1894.

Anmerkung: Nach Abschluss der Correctur erhalte ich die ausführliche Abhandlung Edm. B. Wilson's: „Amphioxus and the Mosaic Theory of Development“ (Journ. of Morph. VIII 1894), in welcher er mittheilt, dass er doch noch aus isolirten Furchungszellen der Eier dieses Thieres (1/8 Eizellen) „Theil-Blastulae“ in meinem Sinne (offene Stücke von Blastulae) erhalten hat. Zugleich entnehme ich seinen Abbildungen, dass sich bei dieser „Theilfurchung“ die „Selbstordnung der [**282**] Furchungszellen“ betheiligte, welche von mir im vorigen Frühjahr beobachtet und publicirt worden ist (s. Nr. 32).

Literaturverzeichniss.

1. Hertwig, O., Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. micr. Anat. Bd. 42, 1893, S. 662—806.

2. Barfurth, D., Halbbildung oder Ganzbildung von halber Grösse. Anat. Anzeiger, Jahrg. 8, 1893, S. 497.

3. Derselbe, Die organbildenden Keimbezirke und künstliche Missbildungen des Amphibieneies. Merkel-Bonnet, Anat. Hefte, 1893, S. 379.

4. Born, Gust., Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. 1893, Jahrg. 8, 1893, S. 609—627.

Anhang.

[Es sei gestattet, noch etwas eingehender über die zuletzt erwähnte bedeutende Abhandlung Ed. Wilson's sowie über einige weitere neue bezügliche Arbeiten kurz zu berichten.

Wilson fand, dass bei Amphioxus isolirte Blastomeren des zweigetheilten Eies sich gewöhnlich wie ein ganzes Ei furchen; bei den Vierzellen sind Abweichungen davon schon häufig, sie furchen sich, ähnlich wie dieselbe Zelle im ganzen Ei. Zellen des Achtzellenstadiums furchen sich abnorm. Isolirte Zellen des Zweizellenstadiums bilden normal gestaltete Larven, die des Vierzellenstadiums gewöhnlich blos normale Gastrulae; einzelne Zellen des Achtzellenstadiums bilden entweder noch ganze Blastulae oder getrennte Stücke von solchen.

An auf dem Zweizellenstadium etwas auseinander gezerrten Eiern furchen sich die sich noch berührenden Blastomeren theils wie ein ganzes, theils wie ein halbes Ei und liefern Zwillingsgastrulae, deren Axen beliebig zu einander stehen können.

Bezüglich des Theoretischen ist Wilson (The Mosaic Theory of Development, Biol. lect. of the marine biol. Lab., Wood's Holl, 1894) gleich mir der Meinung, dass meine und Weismann's Annahme einer typischen qualitativ ungleichen Sonderung des (NB. activen) Kernmateriales nicht direct beweisbar ist. (Dasselbe gilt natürlich in

derselben Weise für die von Wilson acceptirte Auffassung, dass in jedem Zellkern gleiche Qualitäten enthalten seien). Weiterhin meint Wilson, dass meine Erklärung der Ganzbildungen einzelner Furchungszellen, sowie meine Ableitung normal gestalteter Embryonen aus während der Furchung gepressten Eiern zu viel besondere Hülfsannahmen nöthig hat (siehe dagegen Nr. 33). Wilson lässt das Idioplasma in allen Furchungszellen gleich sein, aber sobald mehr als eine Zelle vorhanden ist, wirken sie auf einander modificirend ein und das Ganze controlirt die Theile (wie nach Whitman); nur ein Theil des Idioplasmas jeder Zelle ist activirt (s. oben S. 830 u. f.) Bei Isolirung von Furchungszellen wird das Ganze ein anderes und daher auch die weiteren Vorgänge, aber nur wenn die Specification unter Einfluss des früheren Ganzen nocht nicht zu weit gegangen war, wie dies bei den Achterfurchungszellen bereits der Fall ist, da diese Theilstücke einer Blastula lieferten.

Während der Furchung finden differenzirende Wirkungen zwischen den Zellen statt, die die Zellen verschieden machen. Auch kommen bei manchen Eiern Verschiedenheiten im Dotter vor, welche die Furchungszellen von Anfang an typisch verschieden sein lassen (s. oben S. 408).

Jaques Loeb (On some facts and principles of physiological Morphology, Biol. lect. at the mar. Biol. Lab. of Wood's Hall. 1894) brachte in den ersten Furchungstadien befindliche Seeigeleier von Arbacia in mit destillirtem Wasser verdünntes Seewasser; die Eier platzten und es traten Stücke derselben aus. Diese Extraovate sowohl wie die zurückgebliebenen Theile entwickelten sich jedes zu einem vollständigen Pluteus, sodass 3 oder 4 Ganzbildungen aus einem auch schon in 16—64 Zellen zerlegten Ei entstanden.

Er folgert aus seinen Beobachtungen eine Widerlegung des Principes der vorgebildeten Keim oder Kernbezirke.

F. H. Morgan (Experimental Studies an Teleost Eggs. Anat. Anz. VIII) fand, dass bei Serranus und Ctenolabrus die Medianebene des Embryo nicht mit der ersten oder zweiten Furche zusammenzufallen braucht, sondern beliebig zu ihr stehen kann. (Sollten die Eihülle, auf welcher die Carminmarke angebracht war, und ihr Inhalt sich

nicht gegeneinander verschoben haben?). Ferner entfernte er am zweigetheilten Ei von Fundulus eine der beiden Blastomeren und sah danach, dass die andere sich rundete, wie das ganze Ei furchte und einen ganzen Embryo producirte. Auch presste er Eier während der Furchung und erhielt normale Embryonen. Einschnürung des zweigetheilten Eies zwischen beiden Blastomeren verhinderte nicht die Bildung eines Embryo; ebenso Umrühren des Plasmas mit einer Nadel zwischen beiden Blastomeren. Weiters erhielt M. Bunting (Journ. of Morph. IX, S. 223) aus isolirten Blastomeren des Zweizellenstadiums von Hydractinia eine ganze Planula. (Weiteres siehe in dem Referat von Driesch, Arch. f. Entwickelungsmechanik I, Heft 3.) Ueber meine Auffassung aller dieser Befunde vergleiche Nr. 33, das „Nachwort".]

Nr. 32.

Ueber die Selbstordnung der Furchungszellen.

1893.

a) *Vorläufige Mittheilung* I.

Separatabdruck aus den Berichten des naturwissenschaftlich-medicinischen Vereins zu Innsbruck Bd. XXI. S. 133—135.

Eingegangen am 27., gesondert ausgegeben am 28. März 1893.

Am 26. und 27. März 1893 beobachtete ich an ganz oder fast ganz von einander *isolirten Zellen* der lebenden *Blastula* und *Gastrula*, zum Theil auch der *Morula* des braunen Frosches Folgendes:

Die isolirten Zellen runden sich rasch zur Kugelgestalt. Zwei Zellen, die sich berühren, vergrössern die zuerst blos punctuelle Berührungsfläche im Laufe einer Viertel- bis ganzen Stunde soweit, dass am *Rande der Berührungsstelle oft keine Einbiegung mehr vorhanden ist.* Von mehreren, durch punctuelle Berührung zu einer einfachen Zellreihe verbundenen Zellen werden die beiden Endzellen halbgerundet, die mittleren scheibenförmig oder keilförmig plattgedrückt. *Ein Haufen* runder Zellen wird zu einem *annähernd kugeligen Gebilde, an welchem schliesslich die einzelnen Zellen gar nicht mehr gesondert über das Niveau der Gesammtfläche vorspringen.* Dies gilt für $^1/_4$ [**134**] bis $^1/_2$*procentige Kochsalzlösung als Medium*; in filtrirtem *Hühnereiweiss*

geht die Vereinigung langsamer und weniger weit vor sich. Die bei diesen Vereinigungen gebildeten Formen der Zellen entsprechen grossentheils den Gesetzen der Blasenspannung; doch kommen auch unzweifelhafte Abweichungen davon vor.

Nach kurz dauernder electrischer Reizung ziehen sich die so vereinigten Zellen langsam zur Kugelgestalt zusammen und lösen dadurch den innigen Verband wieder bis zur blos punctuellen Berührung, um sich später auf's Neue innig zu vereinigen. Man kann diese Vorgänge mehrmals an demselben Object sich wiederholen lassen. Beim Absterben der Zellen wird gleichfalls zumeist der innige Verband der Zellen unter Rundung derselben wieder gelöst [Framboisia minor s. S. 151].

Zwei in filtrirtem Hühnereiweiss befindliche isolirte Zellen, welche bis zu einem Drittel- ja halben Zelldurchmesser (bis 50 Micromillimeter) von einander entfernt sind, nähern sich oft geraden Weges einander, nicht selten anscheinend ohne dabei ihre Gestalt zu ändern, um nach 5 Minuten bis einer halben Stunde sich zu berühren[1]) und dann weiterhin sich, wie erwähnt, noch inniger zu vereinigen. Je geringer der Abstand, um so rascher ist oft die Näherungsbewegung; das Genauere dieser Beschleunigung ist erst noch zu ermitteln; doch zeigt sie auch manchmal Unterbrechungen, welche wohl durch äussere Momente bedingt sind. Ist die eine Zelle am Boden befestigt, so kommt manchmal die andere freiere Zelle, auch wenn sie mehrmals grösser ist, und ebenso ein freier Complex von einigen Zellen, ihr entgegen. Das Vermögen von einander entfernter Zellen, sich zu nähern geht in dem fremden Medium oft eher verloren als das Vermögen der Zellen, sich nach der Berührung noch inniger zu vereinigen. Auch in 1/4 bis 1/2 procentiger Kochsalzlösung ist das Streben zur Näherung weniger weit entfernter Zellen erkennbar, wenn es [**135**] auch durch das stärkere Haften der Zellen auf der Unterlage in seiner Bethätigung sehr gehemmt zu sein scheint.

1) Diese Näherung habe ich in der ausführlichen Abhandlung als: **Cytotropismus** der Furchungszellen bezeichnet (s. Arch. f. Entwickelungsmechanik 1894, Bd. I).

Befinden sich drei Zellen von einander in „Näherungsabstand“, so schlagen sie manchmal Bahnen ein, welche aus den verschiedenen Wirkungsrichtungen resultiren.

Auch Drehungen der Zellen kommen bei diesen Näherungen vor; doch ist erst festzustellen, ob sie nicht blos durch äussere Widerstände gegen die *rein cellulipetale Bewegung* bedingt sind.

Die Theilung dieser kleinen isolirten Furchungszellen erfolgte, ähnlich wie bei den ersten Theilungen des Froscheies, vorwiegend durch Einschnürung blos von „einer“ Seite her, bei ganz fehlendem oder nur geringem Entgegenkommen einer Einschnürung von der anderen Seite.

Auch zwischen isolirten Zellen der Erwachsenen scheint eine entsprechende Annäherung vorzukommen, ist aber viel schwieriger zu beobachten; Genaueres wird mitgetheilt werden [siehe die S. 988 Anm. bereits citirte ausführliche Abhandlung].

b) Zweite Mittheilung.

Loco cit. S. 135—137.

Gesondert ausgegeben am 1. April 1893.

Das Vermögen der Selbstordnung aus dem Eiverband gelöster Furchungszellen bethätigt sich ausser durch die früher erörterte active Näherung weiterhin durch active Loslösung und geringe Entfernung der Zellen von einander, sowie durch Verschiebung punctuell oder flächenhaft sich berührender Zellen gegeneinander, wobei auch Drehungen vorkommen.

Die abgeplattete Gestalt, welche eine Zelle durch ausgedehnte Berührung mit einer anderen erhalten hat, kann auch nach der Selbstlösung dieser Verbindung [**136**] durch Rundung der einen Zelle an der anderen Zelle fortbestehen.

Zellen mit einseitiger Anordnung des Pigmentes ordnen sich oder ihr Pigment manchmal derart, dass die Pigmentseiten der Zellen einander nahe sind (s. S. 992). Liegen solche Zellen in einer einfachen Zellreihe, so ordnen die von zwei gegenüberliegenden Seiten her gepressten Zellen ihr Rindenpigment zu einem Aequatorring.

An isolirten Furchungszellen kommen Zelltheilungen auch unter gleichzeitiger und gleichmässiger Einschnürung von „allen" Seiten vor, wie bei der ersten äquatorialen Furchung des Eies; solche Theilung scheidet, wie letztere äquatoriale Theilung, einen pigmentreichen Zelltheil von einem pigmentarmen.

Nach der Theilung durch einseitige Einschnürung sah ich eine Formenwandlung, die dazu führte, dass ein Theil des umgebenden Mediums zwischen beide Zellen aufgenommen und vorübergehend nach aussen abgeschlossen (elementare Furchungshöhle?), bald darauf aber wieder eliminirt wurde. [Es blieb aber bei wiederholter Beobachtung zweifelhaft, ob die Einbuchtung beider Zellen an den einander zugewendeten Seiten nicht doch nur vor der Vollendung der Durchtheilung vorhanden war.]

Eine grössere Anzahl von isolirten Furchungszellen, welche in „Näherungsabstand" sich befanden, bildeten oft ein einheitliches System von Annäherungswirkungen, dessen Einzelresultanten sich fortwährend durch stattfindende Annäherung seiner Theile änderten. Dieser zur punctuellen Berührung führenden Annäherung aller bei diesen Umlagerungen in Näherungsabstand verbliebenen Zellen folgt dann gewöhnlich die früher mitgetheilte, weitere Vereinigung durch ausgedehnte flächenhafte Berührung der Zellen. Diese letztere Vereinigung bewirkt eine Gestalt und innere Anordnung des ganzen Zellencomplexes, welche mit der Zeit immer weniger von der ursprünglichen Anordnung der isolirten Zellen, immer mehr von der eigenen Beschaffenheit der Zellen und den daraus sich ergebenden [**137**] Wirkungen abhängig wird; dabei sind auch die Concentration des

umgebenden Mediums und die Wärme von erheblichem Einfluss.

Flächenhafte Vereinigungen der vorher isolirten Zellen ebenso wie Gleitbewegungen derselben an einander werden manchmal sogleich wieder rückgängig gemacht. Eine zwischen anderen Zellen gelagerte Zelle nähert sich manchmal erst der einen, sei es etwas näheren oder entfernteren Zelle, um darauf geraden Weges gegen eine andere hin sich zu bewegen; ein Verhalten, das gleichfalls auf einen Wechsel und auf eine Ungleichheit der die Annäherung bewirkenden Kräfte der Zellen schliessen lässt.

In Näherungsabstand befindliche Zellen, welche durch flächenhafte Vereinigung mit anderen an der freien Wanderung gegeneinander verhindert sind, strecken manchmal Fortsätze gegen einander aus und bewirken dadurch ihre Vereinigung.

Die die Annäherung bewirkenden Kräfte nehmen nach der Isolirung der Zellen also nach der Versetzung derselben in ein fremdes Medium rasch ab.

Die Mittheilung über feinere Vorgänge bei diesen Geschehnissen wird in der ausführlichen Abhandlung erfolgen.

c) Dritte Mittheilung.

Loco cit. S. 137—142.

Eingegangen am 10., gesondert ausgegeben am 12. April 1893.

Unter günstigen äusseren Umständen findet die active directe Annäherung zweier rundlicher Furchungszellen auch schon bei einem Abstand von der Grösse des ganzen Durchmessers der grösseren Zelle statt.

Die Näherungskräfte sind, auch abgesehen von schwächenden oder fördernden äusseren Einwirkungen, in ihrer Intensität

zeitlich sehr wechselnd, und ferner unter Zellen [**138**] gleicher Grösse manchmal so verschieden, dass von drei Zellen die beiden entfernteren sich zuerst einander nähern und dass erst nach der Vereinigung dieser eine Näherung gegen die dritte stattfindet.

Die Selbstvereinigung zweier sich berührender Zellen kann soweit sich fortsetzen, dass das Zellpaar die Gestalt zweier mit breiten Basen sich berührender Kegel annimmt.

In Ergänzung zu dem früher beobachteten und (S. 990) mitgetheilten Verhalten ist zu erwähnen, dass öfter noch an den isolirten Zellen von Gastrulae die dem normalen Verhalten entsprechende Anordnung des Pigmentes vorkommt, indem das Pigment der Zellen eines dicht geschlossenen Zellencomplexes sich an der „freien" Oberfläche der Zellen oder seitlich in der Nähe dieser Fläche ansammelt, oft unter einer bestimmten [schwach konischen] Formbildung der Zelle.

In Näherungsabstand befindliche, aber auf dem Boden fixirte Zellen nähern sich zunächst durch amöboide Gestaltänderung „direct", d. h. in Richtung ihrer mittleren Verbindungslinie; wenn diese Streckung und die mit ihr verbundene geringe Verschiebung der Massenmittelpuncte nicht zur Vereinigung der Zellen ausreichen, so sinken die Zellen gegen ihren Fixationspunct zurück, um nach ungleichen Zeiten, manchmal auch wieder beide zugleich dieselbe Bewegung aufs Neue und manchmal noch energischer auszuführen. Bleibt der Erfolg dauernd aus, so werden manche Zellen sehr unruhig, bewegen sich nach allen Seiten vom Fixationspunct, gelegentlich unter stossartig raschem Ausstrecken grosser „paraplasmatischer Pseudopodien"; dabei findet manchmal die Lostrennung einer oder beider Zellen statt, worauf dann eine sehr eilige Vereinigung auf directem Wege folgt. Bei der Näherung ganz freier Zellen können die Zellen, selbst bei Messung mit starker Vergrösserung, ganz oder fast ganz rund sich zeigen, so dass es noch zweifelhaft scheinen kann, ob [**139**] auch diese Näherung wesentlich durch amöboide Bewegung vermittelt wird, zumal da, notabene von oben,

in den Zellen selber dabei keinerlei Bewegung der Körnchen, also keine Strömung zu sehen ist.

Bei den amöboiden Bewegungen ändert sich die Anordnung der allein von aussen deutlich sichtbaren, die Zellrinde bildenden Körnchen nicht mehr, ja oft weniger, als durch die äussere Gestaltänderung der Zelle passiv bedingt erscheint; letzteres wenn in den „protoplasmatischen" Pseudopodien die Dotterkörnchen sehr spärlich sind; während in den wohl nur von einer ausserordentlich dünnen Protoplasmaschicht umschlossenen paraplasmatischen Pseudopodien die Körnchen oft ganz fehlen, bis auf einmal das die eigentliche Zellrinde bildende Gefüge der gelben Körnchen an einer Stelle bricht und ein Strom von Körnchen sich in den Fortsatz ergiesst; der Fortsatz kann dann nach mannigfachen Ortsveränderungen an einer beliebigen Stelle der Zellperipherie wieder eingezogen werden.

Selbst grosse, aus vollkommen oder theilweise isolirt gewesenen, blos schwarzen oder schwarzen und farblosen Zellen gebildete, vollkommen geschlossene, runde Complexe gastrulirten nicht, obgleich sie drei Tage am Leben blieben.

Complexe von vier und mehr Zellen Dicke (letztere gemessen in der Verbindungsrichtung beider Complexe) näherten sich einander als Ganze nicht, selbst nicht bei einem Abstand blos von Näherungsdistance ihrer einzelnen Zellen. Blos einige der in Annäherungsabstand befindlichen Zellen zweier solcher Complexe näherten sich manchmal einander, sei es durch stärkere Vorwölbung oder durch mehr oder weniger ausgedehnte Verschiebung. Die zwischen grösseren Zellcomplexen stattfindende Näherung ist also keineswegs proportional den Massen derselben und somit wohl selber auch keine Massenwirkung der Complexe [**140**] auf einander, sondern sie erscheint blos von Zellen der einander zugewendeten Oberflächen der Complexe hervorgebracht.

Dagegen können Complexe von blos zwei oder drei flächenhaft vereinigten Zellen noch einer Gesammtnäherung gegen einander oder gegen eine fixirte einzelne Zelle unterliegen; bei länglicher Gestalt dieser Complexe

findet meist schon am Beginne der Annäherung eine derartige Drehung desselben statt, dass die Zelle eines der beiden Enden vorausgeht.

Mit dem jetzt nahenden Aufhören der Entwickelungsfähigkeit der Eier des braunen Frosches sinkt wie im Allgemeinen die Widerstandsfähigkeit, so auch diejenige gegen die abnormen Einwirkungen, welche mit unseren dermaligen Versuchen verbunden sind.

Zu Anfang der Laichperiode fand man 10 Minuten nach der Zerreissung der Blastula oder Gastrula unter den Hunderten von isolirten Zellen fast keine Zelle mehr, die blos um $^1/_3$ Zellradius und darunter von anderen entfernt war, und nach einer Stunde keine Zellen, die sich blos punctuell berührten. Jetzt ist beides nach längerer Zeit sehr häufig und ändert sich dann ohne äusseres Zuthun überhaupt nicht mehr. Auch beobachte ich jetzt, dass ein Theil der nur eine Stunde isolirt gebliebenen grossen Dotterzellen in dieser Zeit schon zur selbstständigen Amöbe geworden ist; diese Zellen ändern nicht blos in jeder Minute in der überraschendsten Weise ihre Gestalt, sondern manche von ihnen haben in der kurzen Frist vollkommen die Fähigkeit, resp. das Bestreben, verloren, sich mit anderen Furchungszellen zu vereinigen; sie bewegen sich dichtest an einander vorbei und trennen sich sogleich wieder, wenn sie sich zufällig berührt haben.

Unter bestimmten Bedingungen erhielt ich Zellanordnungen und -Gestaltungen, welche der ganzen betreffenden [**141**] Dotterzellengruppe täuschend das äussere Ansehen eines verzweigten Fadenpilzes mit etwas spindelig verdickten Zellen und endständigen kleinen Sporangien gaben.

Die Selbstannäherungsfähigkeit der Furchungszellen gegen einander sinkt jetzt ausserordentlich rasch nach der Isolirung resp. nach der Uebertragung in das fremde Medium, aber bei den einzelnen Zellen sehr verschieden schnell. Dieser Umstand macht vorläufig weitere quantitative Bestimmungen unmöglich und verhindert insbesondere die für die Beurtheilung der Näherungsvorgänge wichtigen Feststellungen: 1. ob es wirklich durch die Verbindung der Zellen bedingt ist, dass wiederholt die oberflächlichen Zellen grosser, aus bereits in ausgedehnter flächenhafter Berührung befindlichen Zellen gebildeter, also „ge-

schlossener“ Complexe weniger auf in der Nähe liegende Zellen annähernd wirkten, als noch „offene“, ferner als kleine Complexe von 2 bis 3 Zellen, ja als einzelne Zellen; 2. ob zwei einfache Zellreihen von je 3 oder 4 Zellen sich ceteris paribus von einer grösseren Distanz aus nähern, wenn sie einander ihre Langseiten parallel zuwenden, als wenn sie mit Endzellen einander am nächsten sind.

Blastulae, welche mit ihrer Gallerthülle in Wasser von 52°C. gethan worden waren und darin unter Abkühlung des Wassers auf 48° C. 6 Minuten verweilt hatten, zerfielen beim Zerreissen leicht in einen Staub von lauter eckigen Zellen, an welchen, trotz der im Uebrigen der früheren gleichen Versuchsanordnung, keine der mitgetheilten Erscheinungen zu beobachten war; denn nichts regte sich, Kirchhofsruhe herrschte unter den das Gesichtsfeld dicht bedeckenden Zellenleichen.

Denken wir uns, wie es bei unseren derzeitigen allgemeinen Kenntnissen am nächsten liegt und mit den bis jetzt ermittelten speciellen Thatsachen trotz nicht zu verkennender Schwierigkeiten vielleicht erträglich erscheint, die geschilderte Annäherung als chemotropischer Natur, so können wir [**142**] kurz sagen: die Furchungszellen verhalten sich zumeist in hohem Maasse positiv chemotropisch zu einander, pigmenthaltige und pigmentlose Zellen ohne Unterschied. Einige Male wurden auch Erscheinungen beobachtet, welche vielleicht auf negativem Chemotropismus beruhen. Der Grad des Chemotropismus zeigte sich an denselben Zellen wechselnd und scheint sehr von eigenen Zuständen der Zellen abhängig zu sein. Mit der Richtigkeit dieser Deutung der beobachteten Näherungserscheinungen wird der sogenannte Chemotropismus als ein wichtiges gestaltendes Princip der Ontogenese aufzufassen sein.

[Genaueres siehe in den ausführlicheren Abhandlungen: „Ueber den Cytotropismus der Furchungszellen“ und „Ueber die Selbstordnung sich berührender Furchungszellen“, Archiv für Entwickelungsmechanik Bd. I und II.]

Nr. 33.

Nachwort
zu Band II der gesammelten Abhandlungen.

Inhalt.

Seite

Zusammenfassende Erörterung über die zur Zeit umstrittenen theoretischen Ableitungen aus den thatsächlichen Ergebnissen 997
Selbstdifferenzirung der ersten Blastomeren 998
Die idioplastische Bedeutung des Zellkernes und seine Specification bei der Furchung 999
Gestaltung auslösende, Wirkung der „Anordnung“ der verschiedenen Dottersubstanzen 999
Normal activirtes Idioplasson und Reserveidioplasson . . 1000
Die Umdifferenzirung von Zellen bei der Post- und Regeneration . 1000
Differenzirende Correlationen 1001
Bedeutung der Lage der Zellen bei abhängiger Differenzirung derselben . 1002
Gestaltliches Leben der Zellen ausser dem functionellen Leben 1002
Umdifferenzirung der Zellen nach Störung der normalen Anordnung derselben . 1003
Bedeutung der Entstehung von Halbbildungen aus halben Eiern 1003
Neuere Thatsachen und ihre Deutung 1004
Angebliche Gleichheit der Furchungszellen 1005
Unrichtiger Schluss von gleicher Fähigkeit der Zellen zur Re- und Postgeneration auf gleiche normale Entwickelungspotenzen derselben 1006, 1011
Gestaltungsmechanismen auslösende Wirkungen der Anordnung des Dotters 1008
der Halbeigestalt isolirter Blastomeren 1009

Seite
bei Rundung isolirter Blastomeren 1009
bei Deformation des Eies während der Furchung . . . 1014
Abweichung der Richtung der Medianebene von der Richtung der ersten oder zweiten Furche 1014
Beweise gegen eine die Gestaltung beherrschende Wirkung der Dottersubstanzen . 1015
Nicht teleologische Analyse der organischen Gestaltung 1018
Die morphologische Assimilation 1020
Morphologische Selbstregulation bei Störung der typischen Entwickelung . 1022
Successive Züchtung gestaltender Eigenschaften 1022
Phylogenese und Ontogenese 1023
Angebliche Vererbung erworbener Eigenschaften 1023
Implication und Translation 1023
Epigenesis und Evolution 1023

Zum Abschlusse der vorstehenden Sammlung ist es wohl zweckmässig, wenn der leichteren Uebersichtlichkeit halber diejenigen Auffassungen kurz im Zusammenhange dargestellt werden, welche sich auf zur Zeit umstrittene Fragen beziehen; theils weil diese Auffassungen in den Abhandlungen sich nur zerstreut vorfinden, theils auch, weil in letzter Zeit mannigfaches neues Beobachtungsmaterial dem früheren hinzugefügt worden ist, dessen Bedeutung zu ermitteln ist, theils auch weil Autoren über meine Auffassungen in nicht entsprechender Weise berichtet haben, indem sie wesentliche Züge ausgelassen, den Wirkungsumfang anderer Momente zu weit ausgedehnt haben u. dgl.[1]).

Bei der relativen Kürze der folgenden Ausführungen wird es aber für Autoren, welche nicht schon durch die Lectüre der Spezial-Abhandlungen orientirt sind, sofern sie selber zu urtheilen wünschen, nicht zu umgehen sein, wenigstens die hier angezogenen Stellen nachzulesen.

1) Dies gilt besonders von den Darstellungen O. Hertwig's und H. Driesch's, aus welchen der Leser kein richtiges Bild meiner Auffassungen zu gewinnen vermag; und dasselbe bezieht sich auf eine Darstellung von M. Verworn, welcher bei der Abfassung eines mit der Ueberschrift „Entwickelungsmechanik" versehenen Kapitels (seines Buches über allgemeine Physiologie 1894) seine Kenntnisse wesentlich einem dieser Autoren entnommen zu haben scheint (s. S. 951 Anm. 2).

Bei ganz normalen Verhältnissen der Entwickelung des Froscheies hatte sich ein Zusammenfallen der ersten Furchungsebene mit der Medianebene des Embryo ergeben (Nr. 16), wonach das Material jeder der beiden ersten Furchungszellen in seiner Lage dem Material einer Antimere des Embryo entspricht und diese aus sich hervorgehen lassen kann. Zugleich wurde festgestellt, dass normaler Weise die erste Furchungsebene und die Medianebene des Embryo in die verticale Symmetrieebene der normalen Eieinstellung, das heisst in die verticale Symmetrieebene der Anordnung der hellen und dunklen Eirindensubstanzen fallen. Weiterhin wurde beobachtet, dass nach Aufhebung der Entwickelungsfähigkeit einer der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies, die andere Zelle sich zu einem rechten oder linken halben Froschembryo entwickelte (Nr. 22).

Die normale zweite Furche des Froscheies scheidet, wie ich fand, das Material der Kopf- und Schwanzhälfte des Froschembryo; diese Bestimmung wird normaler Weise zur Zeit der Befruchtung (Nr. 20) und wie danach ermittelt wurde, durch dieselben getroffen (Nr. 21); letzteres wird dadurch erkennbar, dass auf der von mir beliebig gewählten „Befruchtungsseite" des Eies der schwarze Pol sich etwas senkte und diese Seite zur caudalen Seite des Embryo wurde (s. S. 408).

Nach Zerstörung der der letzteren Hälfte des Eies entsprechenden beiden der vier ersten Furchungszellen entstand ein typischer vorderer halber Embryo. Bei einigen anderen Thierstämmen (Ctenophoren, Echinodermen: Echinus microtuberculatus) wurde gleichfalls die Entstehung von Halbbildungen aus einer isolirten der beiden ersten Furchungszellen beobachtet.

Auf diese Thatsachen begründete ich einige theoretische Auffassungen. Ich schloss, dass unter normalen Verhältnissen das Material der zwei ersten Furchungszellen dem Materiale der genannten Hälften des Embryo entspricht, und dass in jeder dieser Zellen das Material derart beschaffen, also auch zugleich von dem der anderen Zelle derart verschieden ist, dass jede dieser Zellen sich selbstständig, also durch „Selbstdifferenzirung", zu der betreffenden Hälfte des Embryo entwickeln kann und auch normaler Weise sich selbstständig entwickelt.

Pathologische Vorkommnisse wie Acephalia, Hemitheria, Dermoidcystome, metastatische Tumoren und besonders die unvollkommenen doppeltsymmetrischen Doppelbildungen (S. 859) sprechen gleichfalls dafür, dass einzelnen Zellen oder abgegrenzten Zellcomplexen das Vermögen zukommt, mehr oder weniger weit sich selbstständig zu entwickeln (Nr. 28 u. 31).

Da für die Scheidung des Zellkernmateriales besondere, feine Vorrichtungen getroffen sind, welche nach dem von mir erbrachten Nachweise (S. 137 u. 308) geeignet sind, das Kernmaterial sowohl qualitativ zu halbiren, wie beim Vorhandensein bestimmt sondernder Kräfte in den Chromosomen, in diesen Kräften aussprechender Weise qualitativ ungleich zu theilen, so nahm ich an, dass die diese besonderen gestaltlichen Leistungen der Zellen bewirkenden gestaltenden Substanzen vorzugsweise im Kern enthalten seien. In gleichem Sinne spricht, wie E. Haeckel, v. Kölliker, C. Hasse, O. und R. Hertwig, Born, ich u. A. vertreten, der Umstand, dass der Samenkörper weit überwiegend aus Kernmaterial besteht, sowie dass kernlose Stücke von Protisten nicht regenerationsfähig sind. Auch scheint mir der Kern zur Lagerungsstätte typisch gestaltender Potenzen deshalb besonders geeignet zu sein, weil er nicht so unmittelbar und intensiv an den der fortwährenden Erhaltung des Individuums dienenden, functionellen Leistungen der Zelle betheiligt erscheint als der Zellleib.

Da aber auch bei künstlich localisirter Befruchtung des Froscheies die erste Furche und die Medianebene durch den Meridian der beliebig gewählten Befruchtungsstelle gehen (Nr. 21), und da ich entgegen Pflüger zeigte (S. 328), dass auch noch bei wenig schiefer Zwangslage des Eies ausser der Medianebene auch die erste (oder zweite) Furche überwiegend häufig wiederum durch die mit der Zwangslage zugleich künstlich bestimmte Symmetrieebene der Einstellung der Dottersubstanzen des Eies ging, so folgte, dass der so hervorgebrachten Anordnung des braunen und weissen Dotters ein Einfluss bei der Bestimmung der Richtung der Medianebene und der Furchungsebenen zukommt (S. 408). Ich nahm an, dass die Anordnung dieses Materiales die Kernspindel richtend beein-

flusst (S. 336) und zugleich auslösend darüber entscheidet, welche von den zwei ersten (durch die mit der Befruchtung eingeleitete typische Entwickelung prädisponirten) typischen, die weitere Gestaltung bestimmenden qualitativen Kerntheilungen zuerst entstehe, mit dem Erfolg, dass bestimmt beschaffenem Dottermaterial der entsprechende Theil des durch die Befruchtung activirten, also bei der normalen Entwickelung thätigen Kernmaterials zugewendet und zugeführt werde; während gleichzeitig für die Re- und Postgeneration bestimmtes, durch die Befruchtung „nicht activirtes“ Kernmaterial, „Reserveidioplasson“, qualitativ halbirt werde und daher in jeder der ersten Blastomeren in gleicher Weise und zwar totipotent vorhanden sei.

Die Unterscheidung des durch die Befruchtung activirten, die normale s. typische Entwickelung bestimmenden und vollziehenden Idioplasson von einem bei dieser Entwickelung unthätigen Reserveidioplasson zur regenerativen s. regulatorischen Entwickelung scheint deshalb nöthig, weil „ganz“ dasselbe thätige Idioplasson nicht wohl verschiedene Leistungen veranlassen und vollziehen kann; wenn schon die Hauptmenge des verwendeten Materiales in beiden Fällen dieselbe sein kann, so muss doch das die Verschiedenheit der Verwendung bedingende Material entsprechend anders beschaffen sein.

Aus den Hemiembryonen oder aus früheren Stufen der Halbbildungen bildeten sich weiterhin, je nach zufälligen Umständen mit (Nr. 22) oder ohne (S. 796) Verwendung von Material der zweiten, operirten Eihälfte, nachträglich ganze Embryonen. Diese Leistung wurde von einer durch den Defect bewirkten Activirung des angenommenen „Reserveidioplasson“ abgeleitet.

Bei der Re- und Postgeneration unterschied ich zunächst auf Grund der vorliegenden Thatsachen zwei Arten von Ergänzungsvorgängen, nämlich ausser der Regeneration unter der bekannten Neubildung von Zellen oder Proliferation noch die Regeneration durch Umdifferenzirung und Umordnung schon vorhandener Zellen (S. 836 u. f. u. S. 896). Die letztere Art von Vorgängen überwiegt bei der Regeneration niederer Thiere und auf niederen Entwickelungsstufen höherer Thiere; bei ihr werden nicht blos die Zellen,

welche den Defectrand begrenzen, sondern allmählich fortschreitend auch weit davon entfernte Zellen zur Bildung neuer Theile verwendet, also entsprechend umdifferenzirt und umgeordnet. Dieser Vorgang muss irgendwie ausgelöst, und geleitet werden, obgleich diese Zellen ganz oder grösstentheils ihre frühere Nachbarschaft behalten haben. Ich nehme an, dass diese Nachbarschaft, von der Störung am Defectrande ausgehend qualitativ verändert wird, und dass diese Aenderung das Auslösungsmoment der Activirung des Reserveidioplasson in den Zellen oder mit anderen Worten, das Auslösungsmoment der „gestaltlichen Regulationsmechanismen" darstellt.

Dadurch wird die etwa normaler Weise mehr oder weniger vorhandene Selbstständigkeit mancher einzelner Zellen und Zellengruppen unter Wirkung des durch die Summe aller Zellen gebildeten Ganzen oder eines Theiles desselben sehr beschränkt (S. 980). Dies gilt allgemein für die „atypische", durch Störungen des normalen Verlaufes (in Folge von Defect, Pressung während der Furchung etc.) ausgelöste Entwickelung. Bei der normalen Entwickelung ist die gestaltende und differenzirende Selbstständigkeit der einzelnen Zellen — von der nachgewiesenen und etwa sonst noch bestehenden „Selbstdifferenzirung" einzelner Zellen oder Zellcomplexe abgesehen — wahrscheinlich gleichfalls durch vielfache entsprechende, gestaltende und qualitativ differenzirende Correlationen unter ihnen (s. S. 316, 455) beschränkt, ganz abgesehen davon, dass die Entwickelung als „Aenderung" ihrem allgemeinsten Wesen nach, überhaupt auf „Wechselwirkungen", also differenzirenden Correlationen beruht (S. 14, 828, 883); so dass blos die Frage bleibt, innerhalb welcher Bezirke (Zellen, Zellcomplexe etc.) diese Wechselwirkungen stattfinden. Ueber diese Bezirke und über die in ihnen stattfindenden differenzirenden Wirkungen der normalen Entwickelung können wir aber zur Zeit nur überaus unbestimmte Vermuthungen hegen, so dass es unangemessen ist, bestimmte Aeusserungen darüber zu machen (die späteren, durch die Ausübung der Function vermittelten gestaltenden und anderen bereits bekannten trophischen Correlationen [s. Nr. 4] ausgenommen).

Im Sinne derjenigen Autoren, welche auffallender Weise glauben, dass die Gestaltungsvorgänge bei den genannten Störungen gleich-

wohl die normalen seien, nehme ich somit überaus weitgehende und bereits bestimmt formulirte (Nr. 28) Beschränkungen der Selbstständigkeit der gestaltenden Thätigkeit der einzelnen Zellen auch für die (nach ihrer Meinung) normale Entwickelung an; (gerade von diesen Autoren ist aber die Behauptung ausgegangen, ich stellte differenzirende Correlationen in Abrede).

Bei der normalen oder anormalen „abhängigen Differenzirung" von Zellen ist es selbstverständlich durch die Lage der Zellen zu den differenzirend auf sie wirkenden anderen Zellen bedingt, was aus der einzelnen Zelle wird. In diesem Sinne ist das „Schicksal" der Zelle eine Function ihrer Lage (S. 913). Indem das Ganze aus lauter Nachbarzellen sich zusammensetzt, kann auch die Lage der Zellen zum Ganzen und somit in gewissem Maasse die Gestalt des Ganzen von Einfluss auf das Geschehen an den einzelnen Zellen bei abhängiger Differenzirung derselben sein, wie dies bei der hochgradigen Regeneration niederer Thiere sich zu bekunden scheint.

Daraus folgt, dass es ausser den der jeweiligen Erhaltung des Individuums in seinem Zustande dienenden „functionellen" Beziehungen der Theile des Organismus und deren gestaltenden Wirkungen (der „morphologischen" functionellen Anpassung, s. Bd. I) noch davon ganz oder in hohem Maasse unabhängige gestaltliche Beziehungen, somit ein *gestaltliches Leben der Theile* des Individuums, also auch des Individuums selber giebt (S. 187, 891, 905). Dafür sprechen auch schon die überwiegend in gestaltlichen Leistungen sich vollziehenden frühen Stadien der embryonalen Entwickelung und insbesondere noch die aus functionell gleichen Theilen sich aufbauende, gleichwohl typische Structur vieler Organe z. B. der Leber, Hoden, Milz etc. und die Regeneration dieser Organe[1]).

[1]) Weiterhin kann noch experimentell geprüft werden, ob auch die Gestalt des Ganzen oder der Theile desselben als solche, d. h. unabhängig von der Aenderung der Nachbarschaft der verschiedenen Zellen zu einander auf die sie zusammensetzenden Zellen differenzirend wirkt, ob also z. B. ohne Defect und Zusammenhangstrennung und mechanische Störungen bei passiver Deformation aus functionell einander gleichen Zellen gebildeter Organe (Verdauungsdrüsen, Hoden, Milz) Reparation ausgelöst werden kann, und ob andererseits nach Defect blos in Folge passiver Wiederherstellung der Hauptform oder durch Vernähen der Wundflächen

Die Annahme des Stattfindens umdifferenzirender Wirkungen der benachbarten Zellen auf einander dehnte ich auch auf den Ausgleich der Störungen bei dem häufigen aber gleichwohl nicht als normal zu bezeichnenden Vorkommniss der nachträglichen mechanischen Umordnung der Furchungszellen aus (S. 911). Hierbei können z. B. die oberen vier Zellen sich um 20—45° gegen die vier unteren verschieben; in Folge dessen können dann, da die normaler Weise die Medianebene begrenzenden Theile sehr erheblich gegen einander verschoben sind, die Zellen nicht mehr auf dieselbe Weise, wie es normal geschieht, sich entwickeln. Da solche Verschiebungen der ersten Furchungszellen auch in der freien Natur häufig vorkommen, so nahm ich an, dass in Folge dessen schon in frühester Zeit der Phylogenese regulatorische Mechanismen gezüchtet wurden, die diese Fehler auszugleichen vermögen; das seien eben die Mechanismen der Auslösung des Reserveidioplasson bei Störungen der normalen Anordnung, welche ja gleich einem Defect zur Bildung „abnormer Nachbarschaft“ führt.

Da bei Entstehung der erwähnten Halbbildungen die isolirte Blastomere dasselbe producirt, wie es unter den normalen Verhältnissen geschieht; und da dabei zugleich auf jedem einzelnen durchlaufenen Entwickelungsstadium die normalen typischen äusseren und inneren Formen gebildet werden, so habe ich angenommen, dass auch die Bildungsweisen bei der Production dieser selbstständigen Halbgebilde dieselben seien, wie bei der Production der gleichen Bildungen im ganzen Ei, also wie bei der normalen Entwickelung beider noch in Berührung befindlicher Hälften des Eies resp. des Embryos [1]).

eine sonst bei demselben Thiere stattfindende echte Regeneration (nicht blos Narbenbildung wie bei uns) verhindert werden kann.

Meine Beobachtung, dass dauernd während der Entwickelung gepresste Eier sich der Hauptsache nach innerlich und äusserlich in solcher Weise zu Embryonen entwickeln, als ob erst die schon entwickelten normal gebildeten Embryonen passiv deformirt worden wären (S. 926), spricht aber nicht für einen solchen jetzt von einigen Autoren vertretenen Einfluss der Gestalt als solcher ohne Vermittelung der von mir herangezogenen Nachbarschaftswirkungen (S. 890).

[1]) Von anderer Seite wird dagegen angenommen, die Production dieser Halbgebilde beruhe auf einer Störung der normalen Entwickelung.

Diese Art der also durch selbstständige Entwickelung jeder von beiden (resp. vier) ersten Furchungszellen charakterisirten Entwickelung habe ich als directe, normale s. typische bezeichnet, weil sie auf typischem Wege, das heisst, soweit man es verfolgen kann, unter Verwendung jeder Furchungszelle zu dem auch normaler Weise aus ihr hervorgehenden Theile des Embryo und unter dem normalen Formencyclus das Typische producirt, im Gegensatze zur atypischen s. regulatorischen Entwickelung, welche bei „Störung" der Entwickelung (durch Defect, Deformation etc.) also bei atypischen Verhältnissen stattfindet und daher nothwendig auch auf mehr oder weniger atypischem Wege, deutlich erkennbar unter anderer als der normalen Verwendung der Zellen das (übrigens oft blos annähernd) Typische herstellt.

Den auf diese Weise gedeuteten Thatsachen wurden nun in den letzten Jahren wichtige neue Thatsachen hinzugefügt. Erstens fanden mehrere Autoren H. Driesch, Wilson, J. Loeb, Morgan, M. Bunting (s. S. 984 u. f.), dass bei verschiedenen niederen Thieren eine isolirte der beiden oder der vier ersten Furchungszellen sich wie das ganze Ei furchte und sogleich eine ganze Morula, Blastula etc. lieferte, also nicht zuerst ein Halbgebilde producirte, das erst nachträglich durch Postgeneration sich zu einer Ganzbildung ergänzte.

Als Pflüger und ich früher Froscheier deformirt hatten (Nr. 29) zeigten sich Aenderungen der Furchung, welche indess blos derart waren, dass ich sie als zeitliche Verwechslung der drei ersten Furchungen deuten konnte, indem dabei noch die übrigen normalen Beziehungen der ersten Furchen zur Medianebene des Embryo erkennbar blieben. Neuerdings nun wurden widerstandsfähigere Eier (vom Seeigel) viel stärker gepresst, so stark, dass statt einer zweischichtigen blos eine einschichtige achtzellige Platte bei der Furchung entstand (H. Driesch); trotz dieser hochgradigen Störung während der Furchung wurde später, nach dem Aufhören der Deformation eine normal gestaltete Pluteusform gebildet.

Diese beiderlei neuen Thatsachen lassen sich, für sich allein genommen, am einfachsten so ableiten, dass die ersten Furchungen normaler Weise im Wesentlichen gleichbeschaffene, totipotente

Zellen liefern, also selber blos Zerkleinerung des Eimateriales darstellen.

Dann können ohne jede weitere für diese Fälle gemachte Annahme, diese Resultate aus dem angenommenen normalen Geschehen abgeleitet werden; und die bezüglichen Autoren DRIESCH und O. HERTWIG haben weiterhin sogleich behauptet, dass auch die Entwickelungsweise in den genannten abnormen Fällen die normale sei, ohne jedoch einen Beweis hierfür zu erbringen.

Diese Einfachheit der Ableitung der neuen Thatsachen ist wohl der Grund, dass diese Auffassung, wie es scheint, einige Verbreitung gewonnen hat; was aber an sich nichts für die Richtigkeit derselben beweist.

Den Kernpunct dieser Annahme, dass das ganze Kernmaterial bei jeder Furchung qualitativ halbirt werde, hat natürlich Niemand direct zu erweisen vermocht, ebenso wenig wie ich dies bezüglich meiner Annahme, dass blos das Reserveidioplasson (eine Strecke weit) qualitativ gleich getheilt werde, während das durch die Befruchtung activirte, bei der normalen Entwickelung thätige Kernmaterial in typischer Weise qualitativ ungleich getheilt werde, thun konnte. Es ist daher nicht begründet, es als einen besonderen Mangel meiner Auffassung zu bezeichnen (WILSON, DRIESCH), dass ihr Kernpunct nicht direct beweisbar sei. Beide Auffassungen müssen damit rechnen, dass unter dem Microscop gleich aussehende Theilchen in ihren lebensthätigen Eigenschaften, also auch in ihrer Structur ausserordentlich verschieden sein können (s. S. 142). Vielleicht ebenso wenig wie die verschiedenen Eigenschaften des Vaters im Samenkörper, werden wir die vielen verschiedenen Qualitäten resp. Structuren des idioplastischen Kernmateriales sichtbar machen können; und ungleiche Vertheilung der Chromosomen auf beide Kerne nach BOVERI beweist blos bei ihrem Vorkommen ungleiche Theilung, ohne bei ihrem Fehlen ungleiche qualitative Theilung auszuschliessen.

Diese erwähnte neuere Ableitungsweise ist jedoch nur dann „einfach", wenn sie blos für die beiden neuen Thatsachen angewendet wird, für die sie gemacht worden ist; sie verliert diese Eigenschaft sofort, wenn man die anderen

vorliegenden Thatsachen, statt sie zu übergehen, gleichfalls mit diesen Annahmen zu erklären versucht.

Zunächst bedingt sie eine besonders schwierige, um nicht zu sagen unverständliche Annahme für den ersten Theil der individuellen Entwickelung. Denn wenn nach O. Hertwig alle Furchungszellen einander „ganz" oder nach Driesch „wesentlich" gleich sind, so entsteht die Frage, wodurch dann aus der Gesammtheit dieser vielen Zellen, von denen jede einzelne dem ganzen Eie gleicht, also auf ein Ganzes eingestellt ist, ein einziges typisches Ganze werde.

Woher kommt auf ein Mal die dazu nöthige typische Ungleichheit?

Zudem habe ich beim Frosche direct eine typische, normaler Weise durch die Befruchtung veranlasste, also gleich beim Beginne der individuellen Entwickelung producirte Verschiedenheit in der Anordnung der verschiedenen Dottermaterialien, wie bereits erwähnt, direct nachgewiesen, (Nr. 21, Nr. 30), was den bezüglichen Autoren nicht bekannt zu sein scheint.

Vielleicht in Folge der genannten Schwierigkeit haben jüngst Driesch und zum Theil auch Wilson angenommen, dass die ersten Furchungszellen nicht ganz oder wesentlich gleich, sondern schon wesentlich typisch ungleich sind, womit das Princip der Gleichheit der Furchungszellen von ihnen durchbrochen und nur noch von O. Hertwig vertreten ist. Danach besteht in dieser Hinsicht zwischen den ersteren Autoren und mir blos noch über die Beschaffenheit der normaler Weise activen Theile des Kernes eine principielle Verschiedenheit der Auffassung[1]).

[1]) Doch spricht sich Driesch in letzter Zeit wieder für die „prospective Gleichheit" der Furchungszellen und der Zellen der Blastula und Gastrula aus. S. Arch. f. Entw. Bd. II. Heft 2.

Driesch und O. Hertwig begehen fortgesetzt in der Deutung der Befunde den wesentlichen Irrthum, dass sie die normale s. typische Entwickelung und die atypische s. regulatorische Entwickelung, letzterer gar nicht, ersterer nicht genügend trennen und daher normale und abnorme Verhältnisse als gleichwerthig, ja als identisch behandeln, indem sie das Verhalten der Zellen nach Defecten oder Störungen der Anordnung etc. auf das Verhalten der

Weiterhin vermag die Annahme vollkommen gleicher erster Furchungszellen auch die Entstehung der typischen Halbbildungen aus allein sich entwickelnden ersten Furchungszellen nicht zu erklären[1]). Für diese experimentell erzeugten, in der freien Natur nur selten vorkommenden Gebilde müsste ein ganz neuer, besonderer Mechanismus, der bei keinem anderen Falle Verwendung finden könnte, angenommen werden, obschon er in der freien Natur nur selten Gelegenheit zur Verwendung fände und daher keinen Vorzug gewährte, also nicht züchtbar gewesen wäre. H. DRIESCH leitet die von FIEDLER und ihm erhaltenen Halbbildungen von Echinus davon ab, dass die aus einer der beiden ersten Blastomeren hervorgegangenen Furchungszellen zufällig nicht zu einer ganzen Kugel zusammen geglitten seien; dabei ist aber versäumt anzugeben, durch welche nothwendiger Weise wohl geordnete, typische „Zufälligkeit" vorher aus einer der beiden ersten Blastomeren die die typische Halbbildung darstellende, halbkugelschalenförmige Semimorula und Semiblastula nach seiner Mei-

Zellen bei der normalen Entwickelung übertragen. Obgleich auch DRIESCH berichtet, dass nach den Defecten viele Zellen „andere Verwendung finden als normal", bezieht er die bei dieser „abnormen" Verwendung bethätigten Potenzen doch auch auf die „normale" Entwickelung; ebenso wird aus „gleichem" Vermögen von Zellen zur „Regeneration" und „Postgeneration" ohne Weiteres auf „gleiche prospective Bedeutung dieser Zellen", auf gleiche Potenzen zur „normalen" Entwickelung geschlossen.

So lange dieser wesentliche Irrthum bei der Deutung der Befunde gemacht wird, ist eine richtige theoretische Verwerthung der an sich sehr werthvollen thatsächlichen Ergebnisse DRIESCH's von seiner Seite nicht zu erwarten.

Dazu kommt, dass beide Autoren zu grossen Respect vor ihren Theorien haben; denn sie sind jederzeit bereit, jede Thatsache, die nicht zu diesen Theorien passt, ohne Weiteres, d. h. ohne jede thatsächliche Unterlage als unrichtig oder mindestens als zweifelhaft und als daher nicht berücksichtigenswerth zu bezeichnen; ihre nachträglich gemachten Versuche, solche Zweifel mit Thatsachen zu belegen, haben sich aber nicht als glücklich erwiesen.

1) In seiner neuesten Publication: „Die Tragweite der Zellentheorie" (Aula, Wochenschrift, Heft 1, 1895) verschweigt O. HERTWIG im Interesse der Einheit seiner Lehre die dieser Lehre direct widersprechenden Halbbildungen: Hemiembryonen des Frosches, der Ctenophoren, die Semimorula und Semiblastula von Echinus etc. den zumeist nicht selber orientirten Lesern dieses Blattes ganz und erwähnt die erst secundär, durch Postgeneration aus diesen Halbbildungen hervorgehenden Ganzbildungen im Sinne von primären (!) Bildungen.

nung gebildet wurde, obgleich zuerst deren Entstehung zu erklären wäre.

Haben wir aber irgend eine typische, sei es auch nur protoplasmatische, die individuelle Entwickelung von der ersten Eitheilung an bestimmende Verschiedenheit der Furchungszellen, so ist damit sofort die Möglichkeit zur Ableitung der Halbbildungen gegeben. Die specielle Art dieser möglichen Ableitung ist natürlich sowohl von der Art der erwiesenen resp. angenommenen specifischen Verschiedenheiten wie von den bei der Entwickelung vorkommenden Wechselwirkungen von Theilen abhängig; sie kann also zunächst in sehr verschiedener Weise gedacht werden.

Bei Annahme vollkommen gleicher Kerne muss eine Verschiedenheit im Zellleib als das Bestimmende aufgefasst werden.

Es erscheint mir aber zweifellos, dass für die Entstehung der halben Froschembryonen eine grosse Folge auf Halbbildungen eingestellter, besonderer gestaltender Mechanismen thätig sein muss, dass es mit einigen groben physikalischen Geschehnissen allein (Driesch) nicht gethan ist; und ich kenne zur Zeit keine Gründe, die dafür sprechen, dass diese gestaltenden, die Ausführung des Detail der Halbbildungen bewirkenden Kräfte ganz oder wesentlich im Zellleib liegen.

Eine andere Frage aber ist es, ob nicht solche complicirten Mechanismen, welche die halben Embryonen mit allen ihren Specialbildungen oder anders abgegrenzte Hälften unvollkommener Doppelbildungen (s. S. 938) herstellen, auf eine einfache Weise „ausgelöst" (S. 45) werden können, und ob zu dieser Auslösung nicht schon Eigenschaften des Zellleibes genügen. Diese Vorstellung war schon durch meine oben erwähnten Ableitungen des Ausgleiches von Störungen, insbesondere durch die Regeneration auf dem Wege der Umdifferenzirung und durch den Ausgleich bei nicht künstlich hervorgebrachter Störung in der Lagerung der Furchungszellen (Nr. 28) bei mir angebahnt und ist dann durch die neueren Beobachtungen von sofortiger Ganzfurchung und Ganzentwickelung isolirter Blastomeren niederer Thiere verstärkt worden. Als im vorigen Jahre auf dem Anatomencongress zu Strassburg

Herr O. SCHULTZE berichtete, dass er durch Umkehr von Froscheiern nach der ersten Furche Doppelbildungen erzeugt habe, sprach ich daher in der Discussion sofort diese Annahme aus (S. 933).

Danach ist bei den bezüglichen Thieren, Rana, Bolina, etc. die Erhaltung der Halbeigestalt jeder der beiden ersten isolirten Blastomeren, vorzugsweise aber wohl die Erhaltung der Halbeianordnung der verschiedenen Dottersubstanzen besonders in der Umgebung des Kernes die Vorbedingung, dass sich der Kern entsprechend seiner normalen immanenten Tendenz, so wie es einem halben Ei zukommt, nicht blos theilt, sondern auch weiter gestaltend bethätigt. Haben die verschiedenen Dottersubstanzen in der Umgebung des Kernes aber abnormer Weise, sei es blos durch Rundung der Zelle nach der Isolirung bei Amphioxus, Sphärechinus oder durch Pressung und Umkehr beim Froschei (s. S. 937) das Wesentliche der Dotteranordnung eines ganzen Eies angenommen, dann wird nach meiner Auffassung durch den gegenseitigen Widerstreit abnormer Wirkungen zwischen Zellleib und dem auf Halbbildung eingestellten Zellkern die weitere normale qualitative Kerntheilung gestört, das Reserveidioplasson des Kernes activirt, und es findet Ganzentwickelung entsprechend der Anordnung des Dotters durch auslösende Wirkung desselben auf den Kern statt.

Da mehrere Autoren auch bei ein und demselben Objecte, Echinus DRIESCH, Amphioxus WILSON abwechselnd verschiedene Resultate, bald Ganz- bald Halbfurchung aus isolirten Blastomeren erhielten, so sei darauf hingewiesen, dass ich beim Frosche schon seit vielen Jahren beobachtet habe, dass die Schädigung der Eier durch verzögerte Laichung weniger die Fähigkeit zur normalen typischen Entwickelung beeinträchtigt als die Fähigkeit der atypischen s. regulatorischen Entwickelung, die Fähigkeit zur Postgeneration und zu sonstigem Ausgleich von Störungen; sodass man am Ende der Laichperiode nach Operation sehr leicht Halbbildungen (s. S. 953) und Missbildungen erhält, während am Anfange einer nicht verzögerten Laichperiode trotz tiefgreifender künstlicher Störungen selbst Entwickelung der „operirten“ Eihälfte stattfindet, indem die letztere sehr rasch nachcellulirt und

dann entwickelt wird. Es scheint somit, dass die Mechanismen der „morphologischen Selbstregulation" leichter geschädigt werden, als die festeren, typischen Mechanismen der „normalen" Entwickelung. Dies könnte ein Grund für die Ungleichheit der Resultate bei demselben Objecte sein.

Von noch weit grösserer Bedeutung kann aber ein anderes Moment sein.

Soweit jede der zwei resp. vier ersten Furchungszellen des Amphioxus und Fundulus bei Isolirung, auch ohne Schütteln, blos durch die Nadel und ohne gleichzeitige passive Deformation ihre normale abgeplattete Gestalt nach vollkommener Isolirung nicht genügend behält, soweit muss, da diese Gestalt also dann durch die Zusammenlagerung der Zellen nicht allein hervorgerufen, sondern auch erhalten wurde, in Folge der erwähnten auslösenden Wirkung dieser Gestalt der von mir für das Froschei aufgestellte Satz der „selbstständigen Entwickelung jeder der vier ersten Furchungszellen", der Satz der „Mosaikarbeit" für diese und alle in gleicher Weise sich verhaltenden Thiere eine entsprechende Einschränkung erfahren; doch ist das eventuelle bezügliche Verhalten erst durch unter den genannten Cautelen angestellte Anstich- resp. Isolationsversuche für jede Thierart besonders festzustellen.

Für das Froschei dagegen, für welches der Satz aufgestellt wurde, ist Entsprechendes nicht zu vermuthen; und es spricht direct gegen ein solches Verhalten, dass ich sogar bei Umkehrung der Eier nach der ersten Furchung (S. 936) keine Doppelbildungen, sondern noch Halbbildungen erhielt, obschon dadurch hochgradige Umordnung der Dottersubstanzen auch in der sich entwickelnden Eihälfte bewirkt wurde. Dass dagegen O. Schultze Doppelbildungen erhielt, beruht jedenfalls darauf, dass er die Umkehr der Eier nach der ersten Furchung noch mit starker Compression zwischen wagrechten Platten combinirt hatte (S. 937). Danach ist wohl als sicher anzunehmen, dass die nach Entfernung der anderen Blastomeren eintretende, blos unvollkommene Abrundung einer isolirten der zwei oder vier ersten Blastomeren des Froscheies erst recht nicht genügen würde, um Ganzfurchung und Ganzbildung jeder derselben

zu veranlassen, wie dies auch bei manchen Seeigeln nicht der Fall ist. Da diese unvollkommene Abrundung durch die rasche moleculare, während und nach der Theilung erfolgende Anpassung der neugebildeten Grenzschichten der Zellen an die entstandene Form bedingt ist, so gewinnt also dieses an sich so geringfügige zeitliche Moment bei den bezüglichen Thieren: Fröschen, Seeigeln etc. eine für die Selbstdifferenzirung der Furchungszellen wesentliche Bedeutung[1]).

Wenn somit auch durch eine entsprechende Umordnung der Dottersubstanzen aus demselben Objecte statt eines halben Embryo die Bildung eines ganzen Embryo (oder vielleicht sogar noch statt eines ganzen die Bildung eines halben (?) Embryo) mit allen seinen specifischen Gestaltungen veranlasst werden kann, so *vermag ich doch in dieser Umordnung nicht die „speciellen gestaltenden Ursachen“ für alle die vielen typischen Einzelgestaltungen* der betreffenden Gebilde, sondern blos das *„auslösende Moment“ von Mechanismen zu sehen, die an sich zur Bildung dieser Gestaltungen befähigt sind*, mindestens in ähnlicher Weise, wie Jemand, der einen bestimmten Hausbau veranlasst, darum ihn nicht selber ausführt, sondern nur auf solche Leistung eingestellte Kräfte in Thätigkeit setzt; sofern in unserem Falle diese Kräfte (des Kerns) nicht überhaupt nur auf eine bestimmte Bauart, die der Species, eingestellt sind und diese somit allein bestimmen.

Da normaler Weise aus jeder der beiden ersten Blastomeren ein halber Embryo wird, so ist es nicht die nächstliegende Annahme, dass die Production dieses halben Embryo nach der Isolirung dieser beiden Zellen auf einem abnormen Vorgang beruhe und dass normal eigentlich ein ganzer Embryo daraus entstehen müsste (Driesch, Hertwig). Und wenn andererseits, nach diesen Autoren, im ganzen Eie die Bildung der Embryohälften aus jeder der beiden ersten Furchungszellen auf normal stattfindenden differenzirenden Wechselwirkungen dieser und aller späteren Zellen des Eies beruhte, so wäre die Production der Halbbildung mit allen ihren Einzel-

1) Weiteres hierüber siehe W. Roux, Ueber die verschiedene Entwickelung isolirter erster Blastomeren. Arch. für Entwickelungsmechanik Bd. I. S. 596 u. f. Siehe auch Nr. 31, S. 241 Anm.

heiten nach der Isolirung der beiden ersten Zellen jedenfalls ein ganz besonderer neuer Modus, zu dem es nicht blos einer einfachen Auslösung, sondern noch ganz besonderer, neuer, detaillirt gestaltender Kräfte bedürfte.

Als Allgemeinstes hat sich ergeben, dass künstliche mechanische Sonderung der beiden resp. der vier oder acht ersten Furchungszellen, ja nach Loeb auch des kernhaltigen Dottermateriales der noch ungetheilten Eizelle „selbstständige“ Entwickelung des Abgesonderten und zwar zu Theilbildung oder Ganzbildung veranlassen kann, letztere aus ähnlicher Ursache, wie Zerschneidung einer Hydra in kleine Stücke die Ganzbildung in ihnen auslöst. Die sondernden Ursachen können sehr verschiedene sein: vollkommene räumliche Trennung, unvollkommene Abschnürung, Umkehrung unter Abplattung der Zellen, Tödtung der einen Zelle, ohne dass dies an sich für die Folge von Bedeutung wäre.

Da, wie oben (S. 1010) erwähnt wurde, beim Frosch die Postgeneration auch schon sogleich nach dem Anfang der Entwickelung etwas schwerer auslösbar ist als bei manchen anderen Thieren (Amphioxus, Arbacia) gleichen Stadiums, so erhalten wir bei ihm (wie auch bei Säugern: Hemitherium anterius etc.) Gelegenheit, die Leistungen der typischen Entwickelung von „einzelnen“ Furchungszellen zu beobachten.

Die gegnerische Auffassung muss dagegen für die Ausbildung des Details der Halbbildungen annehmen, dass bei höheren Thieren: Frosch, Säuger plötzlich eine ganz neue, besondere, höchst complicirte Mechanismen einschliessende Fähigkeit vorhanden sei, für welche weder in anderen abnormen Fällen noch normaler Weise eine Verwendung bestünde.

Aus dem Resultat, dass mit der Ausdehnung der Untersuchung auf immer mehr niedere Thiere der Ausgleich von während der ersten Furchungen bewirkten Störungen sich immer ausgedehnter als ein sehr schneller und vollkommener erweist, und ein Vermögen der isolirten Furchungszellen zur Selbstdifferenzirung zu Theilen des entwickelten Thieres bei diesen Thieren nicht erkennbar ist, darf man — auch sofern sich diese an „geschüttelten“, also wohl in der

Anordnung ihres Dotters alterirten Eiern erhaltenen Befunde bei vorsichtig ohne Deformation und Erschütterung der Eier bewirkter Isolirung bestätigen — ohne besonderen Nachweis doch nicht folgern, dass bei diesen Thieren unter normalen Verhältnissen (von dem oben erwähnten „Auslösungsmomente“ abgesehen) die „Ausführung“ der Gestaltung der Körperhälften nicht Selbstdifferenzirung der entsprechenden Furchungszellen sein könne. Noch weniger freilich darf aus solchem Verhalten mancher Thiere geschlossen werden, dass bei anderen Thieren die thatsächlich nachgewiesene Selbstdifferenzirung von Theilen des Eies nicht bestünde, zu welchem Schlusse nach O. Hertwig's Vorgang auch manche andere Autoren geneigt zu sein scheinen. Nach der Aeusserung solcher Argumentation ist es wohl in der That nicht überflüssig, noch besonders zu erwähnen, dass das häufige Vorkommen eines Vorganges bei den einen Objecten nicht das festgestellte Vorkommen anderer Vorgänge bei anderen Objecten zu negiren vermag.

Die gegnerische Auffassung hat noch die Regeneration und Postgeneration zu erklären und muss dazu ebenso wie die meine, differenzirende, irgendwie durch die Störung ausgelöste, in ihrer Natur und Vermittelung zur Zeit nicht bekannte Wechselwirkungen der Theile annehmen; nur werden bei ersterer Auffassung in Folge der Annahme vollkommen gleicher Kerne in allen Zellen die bestimmenden Momente in die Zellleiber zu verlegen sein.

Da die Gegner aber für diese Fälle gleich mir eine unbekannte Art von Wechselwirkungen der Theile annehmen müssen, so sehe ich keinen Vorzug ihrer Auffassung darin, dass sie von diesen für die Regeneration unbedingt nothwendigen Wirkungsweisen nicht auch bei der Umordnung oder Zerstörung der ersten Furchungskugeln Gebrauch machen, sondern hierfür eine besondere neue, zudem noch allerhand neue, vorstehend erwähnte Schwierigkeiten mit sich bringende Annahme gemacht haben.

Uebrigens nehmen auch schon einige dieser Autoren an, dass die Zellkerne nach dem Ablauf der Furchung oder auch schon nach den ersten Furchungen specifisch verschieden sind, (z. B. H. Driesch und anscheinend auch Wilson), so dass ihre Differenz von meinen

Auffassungen sich dann in dieser Hinsicht blos noch um die ersten Furchungszellen dreht, für welche sie vollkommene Kerngleichheit annehmen (siehe S. 880 u. f.).

Nachdem ich meine Auffassung über die sofortige Entstehung von Ganzbildung aus halben Eiern durch Activirung des Reserveidioplasson etc. ausgesprochen habe, liegt mir noch ob, meine Auffassung bezüglich der Entstehung normal gestalteter Gebilde aus während der Furchung „hochgradig" gepressten Eiern anzugeben. Derselbe allgemeine Mechanismus der Ausgleichung morphologischer Störungen, welchen ich für die „Regeneration durch Umdifferenzirung" (S. 841) angenommen habe, reicht auch für diese Eier aus, in gleicher Weise wie für den Ausgleich bei den erwähnten, von selber vorkommenden abnormen Umordnungen der Furchungszellen (S. 901). (Indem H. Driesch die besonders bei niederen Thieren vorkommende Regeneration durch Umordnung und Umdifferenzirung von Zellen und die von mir für diese bekannte Thatsache gemachten Annahmen übergeht, kommt er zu der unzutreffenden Darstellung, dass ich für die Pressungs-Versuche an Eiern besondere neue Annahmen zu machen gehabt hätte. Driesch lässt seinerseits die Regulation in diesen Versuchen wesentlich durch Umordnungen der Zellen geschehen, während ich glaube, ausser diesen auch der Umdifferenzirung einen wesentlichen Antheil zuerkennen zu sollen.)

Mit ganz denselben Annahmen lassen sich auch die jüngst mehr betonten Abweichungen der Richtung der ersten (resp. zweiten) Furche des Eies von der Richtung der Medianebene (S. 923, 960) in „abnormen" Verhältnissen, nämlich bei stark schiefer Zwangslage und bei starker Pressung der Eier zwischen Platten ableiten. Ich hatte schon in meiner ersten bezüglichen Abhandlung über solche Abweichungen berichtet; die schwierige Sachlage aber nicht so eingehend geprüft, um entscheiden zu können, ob dieselben thatsächliche Abweichungen darstellen oder blos auf Fehlerquellen beruhen (S. 924 Anm.).

Die Richtung der Medianebene des Embryo wird bei hochgradiger Pressung der Eier nach neueren Versuchen (S. 961) an-

geblich ganz durch die hierbei künstlich gegebene Symmetrieebene der Eieinstellung, das heisst durch die verticale Symmetrieebene der Anordnung des Dotters, bestimmt, während die Richtungen der ersten Furchungsebenen durch die von der Kugelform abweichende „Gestalt" der Eier bestimmt werden (S. 303); beiderlei Richtungen können daher stark auseinander fallen. Gleichwohl gehen manchmal normal gestaltete Producte daraus hervor; also muss die Abnormität überwunden werden. Die Fehlerquellen dieser Versuche sind aber, wie ich gezeigt habe (S. 923 u. 962), so grosse, dass vielleicht eine sichere Feststellung des Thatsächlichen mit ihnen allein überhaupt nicht möglich ist[1].

Die Ableitung dieses Resultates ist ausserdem vorläufig mit jeder der vorstehend dargelegten beiden theoretischen Ansichten möglich; also kann diese Thatsache an sich, d. h. ohne weiteren Einblick in das dabei stattfindende Geschehen, zunächst für keine von beiden Auffassungen als bevorzugend verwerthet werden[2] (S. 901).

Wir können leider wieder nicht sehen, ob die dabei stattfindenden Wechselwirkungen zwischen Zellleib und Zellkern im Wesen noch die der „normalen" Entwickelung zugehörigen oder andere, der atypischen s. regulatorischen Entwickelung entsprechende sind, ferner ob der Kern sich qualitativ wie bei ersterer oder wie bei letzterer Entwickelung theilt.

Aber es spricht ausser dem auf Seite 999 Erwähnten noch Manches gegen eine ausschliesslich oder auch nur überwiegend die Gestaltung beherrschende Wirkung der Dottersubstanzen. Zunächst die Thatsache, dass man den schwarzen und weissen Dotter bei stark schiefer Zwangslage

1) Durch „Combination verschiedenartiger experimenteller Eingriffe" kann man auch diese und andere Schwierigkeiten überwinden. Zu dem hier vorliegenden Zwecke sind Froscheier, welche von der Befruchtung an zwischen verticalen, horizontalen oder schiefstehenden Platten gepresst waren, nach Vollendung der ersten Furchung zu befreien und eine der beiden ersten Furchungszellen derselben ist zu tödten, wonach man erkennen wird, worauf sie für sich allein durch die unter abnormen Verhältnissen erfolgte Furchung eingestellt worden war.

2) Dasselbe gilt auch bezüglich der neuesten interessanten Ergebnisse der Untersuchungen von Driesch und Morgan an vor und nach der ersten Theilung zerschnittenen Eiern von Ctenophoren (Berae ovata). Arch. f. Entwickelungsmechanik Bd. II. Heft 2). Siehe hierzu meine darüber loc. cit. Heft 3 gemachten Bemerkungen.

von Froscheiern nach BORN's directer Beobachtung auf die acht ersten Furchungszellen in hochgradig abnormer Weise vertheilt findet, eine Abnormität, welche in Folge der Trennung der Zellen später wohl kaum wieder rückgängig gemacht werden kann; es müsste denn braune Substanz aus Zellen entfernt und dafür weisse aus anderen aufgenommen werden. Und wenn in diesen Fällen die sichtbar verschiedenen Dottersubstanzen so stark durch einander gekommen sind, ist dasselbe wohl auch als von den eventuellen anderen, unsichtbar verschiedenen Dottersubstanzen anzunehmen. Gleichwohl aber können dabei normal gestaltete Embryonen producirt werden. Die Wirkung dieser hochgradigen Abnormität in der Vertheilung der verschiedenen Dottersubstanzen auf die Furchungszellen kann also überwunden werden; durch wen? Doch wohl nicht durch die abnorm gelagerten Theile selber, sondern durch normal gelagerte Theile, also durch die Zellkerne und eventuell durch das ihnen zunächst angelagerte Dottermaterial.

Ausserdem habe ich bei Zwangslage mit geringer Schiefstellung der Eier direct beobachtet, dass die Lage der verticalen Symmetrieebene der sogenannten „Einstellung des Eies", das heisst des hellen und dunklen Rindendotters durch Umlagerung dieses Rindendotters nachträglich der von ihr abweichenden ersten (oder zweiten) Furche symmetrisch entsprechend umgearbeitet wurde, dass also das Rindenpigment symmetrisch zu einer dieser ersten Furchungsebenen umgeordnet wurde, sodass verschiedene Theile des Zellleibes zu der durch die Kerntheilung gegebenen oder fixirten Richtung passend geordnet wurden (s. S. 327). Dieses kann auf einen vom Kern ausgehenden erheblichen ordnenden Einfluss bezogen werden, oder aber auf die Wirkung der den Kern zunächst umgebenden und vielleicht seine Einstellung früher veranlassenden Dottersubstanzen, also auf Selbstordnung der verschiedenen Dottersubstanzen auf einander beruhen; welches von beiden bestimmend ist, wissen wir noch nicht.

Besonders wichtig ist aber, dass ich sogar einige Male bei Zwangslage Abweichungen von der Regel beobachtet habe, dass die Kopfseite des Embryo aus derjenigen Seite des Froscheies hervorgeht, wo die helle Dottermasse am weitesten heraufreicht (s. S. 929).

Ferner spricht erheblich gegen eine allein Ausschlag gebende, also herrschende Wirkung der Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen, dass es bei der Entwickelung isolirter Furchungszellen der Seeigel nach Driesch für das Resultat ohne Bedeutung ist, ob Micromeren bei der Furchung gebildet waren oder nicht.

Alle diese Vorkommnisse deuten mehr oder weniger bestimmt darauf hin, dass es neben den Wirkungen der Anordnung der Hauptmasse der verschiedenen Dottersubstanzen noch ein anderes, manchmal stärker die Entwickelung bestimmendes Moment giebt, welches daher wohl nicht im Zellleib liegt, und welches bei manchen Störungen der Anordnung der Dottersubstanz bestimmend in Activität tritt. Dieses Moment vermuthe ich auf Grund der oben (S. 999) erwähnten Thatsachen in dem nach meiner Annahme die Ausführung der Gestaltungen vorzugsweise besorgenden und die specielle „Art“ der Gestaltung bestimmenden Idioplasson des Kerns. Natürlich ist auch das wieder nicht direct zu sehen; und die Gegner werden daher vielleicht, ihrer Art zu argumentiren gemäss, mit Bestimmtheit behaupten, diese bestimmende Substanz sei der den Kern zunächst umgebende Theil des Dotters.

Die in den letzten Jahren entdeckten neuen Thatsachen haben uns also darauf hingewiesen, dass dem Dotter der ersten Furchungszellen ein wesentlich grösserer Antheil an der Bestimmung mancher wichtiger Gestaltverhältnisse der Ontogenese zukommt, als wir früher anzunehmen Veranlassung hatten. Daraus darf aber nicht gefolgert werden, dass der Dotter das allein die Entwickelung Bestimmende und zwar nicht blos das „Auslösende“, sondern auch das die „Detailausführung Bewirkende“ sei. Wir müssen mit unseren Schlüssen den Thatsachen folgen, nicht aber dürfen wir gleich über sie hinaus springen und in ein Extrem verfallen. Noch weniger aber können wir, wie dargelegt, aus diesen neuen Thatsachen etwas Sicheres über die angebliche Nichtspecification der bei der „normalen“ Entwickelung activen Kernsubstanzen erschliessen.

Jede der beiden einander gegenüberstehenden Ansichten hat

manche anscheinend guten Gründe für sich; und wir sind bei nicht voreiliger Beurtheilung nicht befähigt, eine derselben als die einzig mögliche oder wie es die genannten Autoren thun, ihre Auffassung als die einzig richtige zu bezeichnen. Wenn diese Autoren die Gesammtheit der genannten Thatsachen nach ihrer speciellen Vorstellungsweise sorgfältig, d. h. ohne Auslassungen und Sprünge abzuleiten versuchen würden, so würden sie zu dem Ergebniss gelangen, dass sie noch mehr Annahmen machen müssen als ich, da ich mit den Annahmen zur Regeneration auch die vorkommenden Ausgleichungen aller andern morphologischen Störungen ableiten kann, während sie für die wirkliche Bildung (nicht blos „Auslösung") der Halbbildungen bisher überhaupt keine annähernd plausible Erklärung gegeben haben; und nur wer ein zweckthätiges Princip „direct" gestaltend verwendet, kann schliesslich sagen, dass er alle verbleibenden Schwierigkeiten auf ein einziges Princip zurückgeführt habe, ein Verfahren, bei welchem aber die Wissenschaft nichts an Erkenntniss gewinnt.

Wichtiger als die jetzt mehrfach betonte Verminderung der Zahl der Annahmen, also der Zahl der organischen Gestaltungsweisen, ist, bei unserer Analyse die möglichste Vereinfachung der Gestaltungsweisen; vor allem aber müssen wir nach gleichförmigen s. homogenen Gestaltungsweisen suchen, d. h. nach gestaltenden Wirkungsweisen, von denen jede immer „in gleicher Weise" wirkt.

Das wesentliche positive Ergebniss der hier erörterten Untersuchungen und des Streites der Meinungen ist nach meiner Auffassung das, dass wir einer fundamentalen Art von gestaltenden Wechselwirkungen zwischen Zellleib und Zellkern, speciell zwischen der „Gestalt" des Zellleibes und der „Anordnung" seiner verschiedenen Bestandtheile einerseits und den idioplastischen Leistungen des Zellkernes andererseits auf der Spur sind. Mir scheint dieselbe zur Zeit mehr eine Auslösung von gestaltenden Kernfunctionen durch gestaltliche Verhältnisse der Theile des Zellleibes; den Gegnern ist es mehr eine gestaltende Leistung des Zellleibes unter Benutzung

von Materialien aus dem nach ihrer Annahme in allen Furchungszellen gleichen Depot von Kernmaterialien.

Gewissenhafte Weiterarbeit auf den eingeschlagenen experimentellen Bahnen wird uns hoffentlich Aufklärung über diese fundamentale Frage bringen.

Als die Scylla und die Charybdis, die den Forscher auf dem Gebiete der Entwickelungsmechanik auf Abwege zu führen drohen, habe ich die zu einfach physikalisch-chemische Auffassung der Lebensvorgänge und die Teleologie bezeichnet[1]).

Bei der Unübersehbarkeit der organischen Vorgänge einerseits und den wunderbar zweckmässigen Leistungen derselben andererseits ist die Verführung zu diesen Auffassungen nicht gering; und es scheint, dass einige tüchtige jüngere Forscher auf unserem Gebiete gleich zum Beginne ihrer Arbeit diesen Gefahren zu verfallen im Begriff sind. Dies gilt zumal von H. Driesch, der in einer jüngst erschienenen Schrift[2]) sogar in beide zugleich verfallen ist. Es zeigt sich daran, dass beide sich keineswegs ausschliessen, sondern dass die erstere Gefahr zugleich die letztere herbeiführen kann.

Ich will wenigstens gegen die teleologische Auffassung hier noch etwas weiter Stellung nehmen, als es schon in früheren Schriften (Nr. 3 und 4) geschehen ist.

Driesch denkt sich die Lebensvorgänge und den typischen Eibau „sehr einfach“, grob physikalisch-chemisch; er leugnet ferner eine specifische Structur des Zellkernes, indem er ihn blos als ein Gemisch chemischer Substanzen (loco cit. S. 92) auffasst; die Phylogenese erscheint ihm zweifelhaft. Danach reichen seine Grundannahmen nach meiner Auffassung allerdings zur Ableitung der typisch reproducirten feinen Gestaltungen der Organismen nicht aus; und Driesch scheint daher genöthigt, um die ihm fehlenden, (nach unserer Auffassung im Laufe von Aeonen erworbenen, aus zufälligen Variationen ausgelesenen und durch die Continuität des Keimplasson übertragenen), typischen ge-

1) Siehe „Einleitung“ zum Arch. f. Entwickelungsmechanik Bd. I. 1894.

2) Analytische Theorie der Entwickelung. Leipzig 1894.

staltenden Potenzen zu ersetzen, neben dem *causalen* Princip noch eine *zweckthätige, gestaltende Lebenskraft* wieder einzuführen.

Dem entspricht dann weiterhin seine Auffassung von der *Entwickelung*, von der er sagt: „Wir betonen, dass der Begriff der „Entwickelung“ mit Recht nur auf die allmähliche *Entstehung eines vorgesehenen Zieles* anwendbar ist“ (l. c. S. 132, vgl. dagegen oben S. 4 u. f.). „Die Natur *will* die Realisation ihrer *Ideen* sichern; die einzelnen Individuen sind ihr gleichgiltig“ (l. c. S. 146).

Die *quantitative* Insufficienz seiner eigenen *causalen* Ableitungen bezeichnet DRIESCH jedoch nicht als die Ursache seiner teleologischen Auffassung; sondern letztere wird von ihm viel allgemeiner, *principiell* begründet, indem er die *Form überhaupt für nur teleologisch ableitbar* erklärt: „Wenn auch nur *zwei* differente Stoffe, zu einfachster, aber typischer Formeinheit verbunden, in der Natur gegeben sein würden und stets einen bestimmten Folgeeffect erzielten, müssten wir den teleologischen Gesichtspunct heranziehen, denn *schon das allereinfachste Geordnete* und in diesem Sinne *Formale ist causaler Erkenntniss nicht zugänglich*. Ganz allgemein gesprochen, sind also „Kräfte“ und „Stoffe“ das Areal der causalen, „*Formen*“ dagegen dasjenige der „*teleologischen Betrachtung*“ (l. c. S. 167). Nur durch die teleologische Auffassung lässt sich nach dieser Meinung das Organische verstehen. „Wir wollen zur leichteren Durchführung dieser Betrachtung eine Hülfsvorstellung einführen: wir wollen uns jene Intelligenz, welche die organischen Bildungen zu fertigen *scheint*, als thätiges Subject denken und *Bildungstrieb* nennen.“

Es ist nach diesen Aeusserungen nicht klar, wie weit DRIESCH das gedachte zweckthätige Prinzip sich *direct gestaltend* wirksam denkt; doch hat dies für uns auch keine Bedeutung.

Bewiesen dagegen ist nur die „*indirect*“ *gestaltende Wirkung zweckthätiger seelischer Leistungen* durch Vermittelung der speciellen *Organfunctionen*, welche Wirkung als *functionelle Anpassung* im ersten Band ausführlich erörtert und zugleich erklärt worden ist. „*Direct*“ „*gestaltende*“ Wirkungen eines zweckthätigen Agens in den Organismen dagegen sind nicht nur

nicht bewiesen; sondern sie wären bei dem geringen Stande unserer eben erst beginnenden ursächlichen Erkenntniss der organischen Gestaltungen überhaupt nicht sicher zu beurtheilen. Sie gleichwohl schon jetzt statuiren heisst der Erkenntnissarbeit künftiger Jahrhunderte oder Jahrtausende beschränkend vorgreifen.

Mich hat die Analyse der organischen Gestaltungsvorgänge zu einem mehr Erkenntiss verheissenden Resultate geführt:

Die Entstehung typischer formaler Folgen aus typisch geeordnten Combinationen von Ursachen hat für mich nichts principiell Räthselvolles oder gar Teleologisches. Ich erblicke das höchste Räthsel der organischen Gestaltung in dem zwar überaus schwierigen aber doch nur speciellen Probleme der *morphologischen Assimilation*, in dem bisher von Niemandem in seiner hohen Bedeutung erkannten Problem, wie Gestaltetes sich im Stoffwechsel durch Assimilation erhalten, d. h. sich in gleicher Weise selbst produciren kann.

Diese „morphologische Assimilation“ ist vorläufig das letzte Glied meiner Analyse der organischen Gestaltung (S. 79). Sie stellt die allgemeinste, wesentlichste und eigenartigste gestaltliche Leistung des Lebens dar, wie ich entgegen E. du Bois-Reymond betone, welcher glaubt[1]) das Anorganische und Organische auf die beste Weise zu charakterisiren, indem er sagt: in den anorganischen Körpern ist die Materie in statischem, in den Lebewesen in dynamischem Gleichgewichte. In dieser Definition fehlt jedoch diese wesentlichste Leistung des Organischen. (Genaueres siehe S. 76 und I, Nr. 4, Cap. V.)

Um hier nur das Hauptsächlichste zu skizziren, so müssen wir sagen, die Organismen haben eine specifische Structur, welche sie durch eigene Thätigkeit dieser Structur aus anders gruppirten, elementar aber gleichen Massentheilen wieder neu hervorbringen, und zwar aus einem Materiale, welchem für sich allein die Fähigkeit solcher Gestaltung nicht zukommt. Die Anorgane bekunden bei dem Wachsthum der Crystalle eine ähnliche Fähigkeit, aber nur in

[1]) Ueber Neovitalismus. Rede 1894.

allereinfachster und daher kaum zu Vergleichen verwendbarer Weise. Die den Organismen zukommende morphologische Assimilation kann trotz der unendlichen Verschiedenheiten ihrer Einzelleistungen gleich der functionellen Anpassung (s. Nr. 4) als eine gleichartige s. homogene Wirkungsweise aufgefasst werden, denn sie producirt in jedem Einzelfalle das dem thätigen Gebilde, dem Assimilans im Ganzen Gleichende (S. 79) und wir dürfen daher annehmen, dass die Verschiedenheit ihrer Producte nur von der Verschiedenheit des Producens abhängt, dass aber das abstracte Wesen des Vorganges in allen Fällen das gleiche ist.

Neben dieser die organischen Maschinentheile producirenden morphologischen Assimilation (im Unterschied von der blos „functionellen", das geeignete Betriebsmaterial producirenden Assimilation, welche bisher von den Forschern fast allein zu analysiren versucht worden ist), sehe ich in den weiteren organischen Gestaltungen, welche durch die Entwickelung hervorgebracht werden nur noch speciellere Probleme (s. Nr. 15, 20, 27, 28).

Das nächstgrösste Räthsel der organischen Gestaltung ist die Bildung „typisch" gestalteter Producte bei „atypischem" Ausgangsstück, also die regenerative s. regulatorische Entwickelung, die nach meiner Meinung auf causal vermittelten „morphologischen Selbstregulationen" von typisch beschränkter Leistungsfähigkeit beruht und bei der Re- und Postgeneration und beim Ausgleich von anderen morphologischen Störungen z. B. bei Störung der Anordnung der Theile in Thätigkeit tritt. Das Gleichartige des Wirkens in den verschiedensten Specialfällen derselben denke ich mir dabei darin, dass zum Ersatz resp. zur Umänderung dem typischen (mehr oder weniger) entwickelten Ganzen fehlender resp. veränderter Theile Activirung entsprechender Theile des das Ganze potentiell repräsentirenden Reservedioplasson stattfindet; wobei aber nicht ein direct zweckthätiges gestaltendes Agens, sondern die stofflichen, (in wenn auch selbst erst wenig entwickeltem doch schon individuellem, d. h. Stücke eines Individuums repräsentirendem Zustande vorhandenen) Theile das Bestimmende und Gestaltende sind (S. 899). Es ist also dabei besonders zu berück-

sichtigen, dass dieses atypische Ausgangsstück blos seiner Grösse und Begrenzung nach „atypisch" ist, nicht aber seiner Qualität nach; denn es stellt immer einen typisch beschaffenen entwickelten Theil eines „typischen Ganzen" dar (s. S. 42 u. 842). Dies lässt es aber möglich erscheinen, dass von ihm aus dieses typische Ganze unter Verwendung des dieses typische Ganze in noch „unentwickeltem" Zustande, potentia repräsentirenden Reserveidioplasson reproducirt wird.

Wenn das Vermögen der gestaltlichen Assimilation in allereinfachstem Grade als zuerst zufällig entstanden angenommen wird, so ist die weitere Ausbildung dieser Leistung durch successive steigernde Züchtung dieser Grundfunction aus entstandenen Variationen (s. I, S. 410 u. f.) bis zu der für die anderen primitivsten organischen Leistungen als gleichzeitiger neuer Nebenleistungen: bis zur Selbstbewegung, Selbsttheilung und bis zur Selbstregulation in all diesen Leistungen möglich (S. 76). Dieses „dauerfähige" Gebilde konnte durch weitere Züchtung zufällig aufgetretener assimilationsfähiger Variationen (I S. 452) die Fähigkeit der „Selbstentwickelung" in den verschiedensten Graden erwerben, indem die zufällig in den äusseren Verhältnissen dauerfähigen resp. dauerfähigeren dieser Eigenschaften andauerten, also sich erhielten. Damit ist Phylogenese und typische Ontogenese auf Grund der Continuität des Keimplasson „möglich". Für die Realisirung dieser Möglichkeit ohne zweckthätigen Nisus formativus spricht bei einiger Bekanntschaft mit den Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Embryologie doch noch manches Bessere als, wie Driesch (loco cit. S. 164) meint, die Degeneration des Gehirns der Darwinisten.

Ein weiteres, ganz selbstständiges, eigenartiges allgemeines Problem wäre die Vererbung „vom Individuum erworbener Eigenschaften": Dieses Problem wäre bei meiner epigenetisch-evolutionistischen Auffassung zu zerlegen in die Implication, in die Zurückverwandlung des Explicirten, Complicirten in einfachere Componenten und in die Translation, in die Uebertragung dieser implicirten Eigenschaften vom Individuum auf den Keimstoff (s. S. 61). Die Realität dieses Problems ist jedoch nicht erwiesen, sondern hat

sich im Gegentheil mit der Zunahme unserer Kenntnisse als immer unwahrscheinlicher gezeigt (s. S. 450, 140, 201, 207).

Schliesslich noch mich über den speciellen Antheil der Epigenese und der Evolution an der Ontogenese im Sinne der neuen, von mir gegebenen und jetzt allgemein gebrauchten Definitionen (S. 5) auf's Neue zu äussern und zwar gleich meinen Gegnern Genaueres darüber zu sagen, als es dem Stande unserer derzeitigen sachlichen Kenntnisse entspricht, sehe ich mich trotz ihres Beispieles nicht veranlasst. Ich betone nur, dass ich von Anfang an den Antheil beider gestaltender Principien an der Entwickelung zu erforschen für nöthig erklärt, die Wirkungsweise beider charakterisirt und Beispiele für den Antheil jedes derselben (siehe Correlationen und Selbstdifferenzirung) beigebracht habe (S. 202—255). Der Umstand, dass ich in den Kern verschiedene Qualitäten verlege, schliesst nicht ein, dass die Entwickelung nach meiner Auffassung vorherrschend Evolution sei. Vielmehr kann in dem mit typischer Metastructur versehenen Ei und Samenkörper die Zahl der chemischen und structurellen Qualitäten relativ gering sein, z. B. blos Hunderter oder Tausender betragen, wohl aber während der Entwickelung in Folge dieser typischen Structur bei der Bethätigung der sie bildenden Theile in typischer Weise auf das ausserordentlich Vielfache vermehrt werden, ein Geschehen welches typische Epigenesis darstellt (s. S. 8 Anm).

Zusammenfassung.

Uebersicht

der

hauptsächlichsten im vorliegenden Bande ermittelten „gestaltenden Wirkungsweisen" (Naturgesetze) und Regeln [1]).

A. Gestaltende Wirkungsweisen.

§ 1. a) Die Copulation des Eikernes und des Spermakernes im Froschei bestimmt normaler Weise (auch noch in abnormen Verhältnissen?) mit ihrer Richtung zugleich die Richtung der ersten Theilung des Furchungskernes „innerhalb seines Materiales" und damit die Richtung der primären und secundären Medianebene (961 A.) zu diesem Kernmateriale und seinen Derivaten und zwar dies derart, dass diese Ebenen „in" die Copulationsrichtung fallen. (S. 384, 414.)

Oder umgekehrt vom Standpunkte des Resultates aus gefasst [2]):

1) Die Definition der „gestaltenden Wirkungsweisen" und der „Regeln" siehe Bd. I S. 803. Ueber die den nachstehenden Formulirungen beizulegende Bedeutung vergleiche Bd. I, Einleitung S. XIII.

2) Man kann die ursachlichen Ableitungen in zwei Weisen fassen: erstens, indem man für ein bekanntes Geschehen die Ursachen angiebt, oder indem man die (neuermittelten) Componenten und dann ihre Wirkung nennt.

Erstere Art ist wohl die den descriptiv denkenden Autoren genehmere Fassung, weil sie von dem bereits Bekannten zum Neuen fortschreitet. Sie folgt aber

b) Die Richtung der ersten Theilung des Furchungskernes und damit die Richtung der Medianebene im Furchungskern des Froscheies werden normaler Weise durch die Copulationsrichtung des Ei- und Sperma-Kernes bestimmt und fallen in die Copulationsrichtung.

§ 2. a) Die durch die Befruchtung entstehende Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen des Froscheies bewirkt resp. bestimmt normaler Weise die Richtung der ersten Dottertheilung und damit die Lage der primären und secundären Medianebene im Eileib (Dotter) und zwar derart, dass letztere Richtungen in die verticale Symmetrieebene der Dotteranordnung fallen. (S. 355, 409, 414, 416.)

b) Die Richtung der ersten Eileibtheilung und damit zugleich die Lage der primären und secundären Medianebene im Eileib des Froscheies werden normaler Weise durch die Befruchtung bestimmt und zwar derart, dass diese Theilungsebene und die Medianebene in die verticale Symmetrieebene der durch die Befruchtung bestimmten Anordnung des Dotters zu liegen kommen.

§ 3. Die Befruchtung wirkt unter ganz normalen Verhältnissen derart, dass die nach § 1 und 2 durch sie bestimmten Richtungen identisch sind (sodass also keine nachträgliche Drehung des Furchungskernes im Zellleib stattfindet).

§ 4. a) Die durch die Befruchtung entstehende Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen des Froscheies bewirkt normaler Weise auch die Lage der Schwanzseite und der Kopfseite des Embryo im Eileib und zwar

nicht dem Gange des Naturgeschehens, sondern schreitet rückwärts vom Product zu seinen Componenten. Wir bevorzugen daher die naturgemässere Darstellung, da es, entsprechend KIRCHHOFFS Definition der Mechanik, unsere Aufgabe ist, das Naturgeschehen auf die einfachste und richtigste Weise zu beschreiben.

Anfänglich wurden hier, blos des Vergleiches wegen, einige Male beide Formulirungen gegeben.

bei Rana esculenta derart, dass diejenige Seite zur Schwanzseite wird, an welcher der schwarze Rindendotter am weitesten abwärts reicht; das ist diejenige Seite des Eileibes, welche vom Samenkörper durchwandert wurde. Die Kopfseite liegt auf der entgegengesetzten Seite des Eies. (S. 409, 414, 416.)

b) Die Lage der Schwanzseite und der Kopfseite des Embryo im Eileib des Froscheies wird normaler Weise gleichfalls durch die Befruchtung bewirkt, indem diejenige Seite des Eileibes (bei Rana esculanta) zur Schwanzseite wird, auf welcher in Folge der Wirkung des eingedrungenen Samenkörpers der pigmentirte Rindendotter am weitesten abwärts reicht.

§ 5. Die Bestimmungen 2 und 4 können auch durch entsprechende künstliche veranlasste Anordnung der Dottersubstanzen (durch schiefe Zwangslage) bewirkt werden (wobei dann wohl der Furchungskern mit seiner durch 1 bestimmten Theilungsrichtung sich im Dotter entsprechend § 3 drehen muss).

§ 6. Dotter und Kern der Furchungszellen des Froscheies können bei der Theilung dieser Zellen richtende und qualitative Wirkungen aufeinander ausüben. (S. 305, 327, 339.)

§ 7. Die Berührungsstelle von Furchungszellen des Froscheies übt als solche (das heisst, abgesehen von der bei grösserer Berührungsfläche bedingten Aenderung der Gestalt der Zellen und deren Wirkung [s. 303]) keinen richtenden Einfluss auf die Einstellung der Kernspindeln dieser Zellen aus. (S. 928.)

§ 8. Die nach § 2 und 4 hervorgebrachten Anordnungen des Dotters wirken wahrscheinlich dadurch das Detail der typischen Gestaltung des Embryo in seiner Richtung bestimmend, dass sie auf die Anordnung des durch die Befruchtung activirten und bei der Furchung unter normalen Verhältnissen in typischer Weise qualitativ gleich resp. ungleich getheilten idioplastischen Kernmateriales wirken (siehe „Kern“ im Register).

§ 9. Das idioplastische Kernmaterial bestimmt wahrscheinlich vorzugsweise die typischen (d. h. der Art, Unterart etc.) entsprechende Charaktere der Gestaltungen; während dem Dotter- resp. Zellleibmateriale auf dem Wege der Auslösung der Kernthätigkeit, also der Activirung von Kernmaterial, mehr eine Bestimmung darüber zukommt, welche diese typischen Charaktere tragenden Theile vom Kern aus hergestellt werden (siehe Dotter im Register).

§ 10. Die personelle Entwickelung vollzieht sich (wie jede Aenderung eines Seins oder Geschehens) durch „Wechselwirkung von Theilen" (siehe Entwickelung, Wechselwirkung).

§ 11. Die „typischen" Gestaltungsvorgänge im befruchteten Ei der nicht am Boden fixirt lebenden Thiere finden durch im Ei selber liegende gestaltende Kräfte statt, d. h. die die typische Gestaltung bestimmenden Componenten liegen im Ei; es ist also äusseren Einwirkungen, z. B. der Schwerkraft nichts Wesentliches zu bestimmen überlassen. (NB. Die Erziehung ist nicht „typische" sondern speciell „individuelle", d. h. besondere persönliche Entwickelung.) (Siehe Seite 273, 276, 322, 422.)

§ 12. Diejenige Anordnung der ungleich specifisch schweren Dottersubstanzen des Eies von Rana fusca, welche normaler Weise die senkrechte Einstellung der Axe des noch nicht befruchteten Eies veranlasst, wird erst durch die Vorwirkung der Befruchtung genau hergestellt oder wieder hergestellt. (S. 291.)

§ 13. Die typischen Gestaltungsvorgänge an dem Materiale jeder der beiden ersten Furchungszellen finden bei manchen Thieren ganz, bei anderen Thieren weitaus überwiegend durch die in jeder dieser Zellen selber liegenden, gestaltenden Kräfte statt. Doch kann der Einwirkung der Nachbarzelle dabei ein wesentlicher „auslösender" Antheil zukommen (s. § 14).

§ 14. Die Entwickelung einer isolirten Blastomere zu dem auch im ganzen Eiverbande aus ihr hervorgehenden Stück des Embryo ist durch die Gestalt und Anordnung der Dottersubstanz bedingt.

§ 15. Ist die Zellrinde der isolirten Blastomere schon derart an die innerhalb des ganzen Eiverbandes entstandene Gestalt der

Blastomere angepasst, dass auch nach der Isolirung noch diese Gestalt und damit die entsprechende Anordnung der inneren Dottersubstanzen erhalten bleibt, so entwickelt sich auch die isolirte Zelle (mehr oder weniger weit) zu dem normaler Weise entsprechenden Stück des jungen Embryo (siehe S. 1008, ferner Halbbildungen, Furchungszellen).

§ 16. Ist die Zellrinde an diese Gestalt noch nicht fest angepasst, sondern rundet sich die Blastomere nach der Isolation stark und wird dadurch das Wesentliche der Dotteranordnung eines ganzen Eies hervorgebracht, so werden die speciellen Gestaltungsmechanismen zu einem ganzen Embryo ausgelöst (s. S. 1008).

§ 17. Eine andere differenzirende Wirkung der beiden ersten Furchungszellen resp. des Complexes ihrer Derivate auf einander als die Erhaltung der Halbeianordnung der ersten Blastomere ist zur typischen Entwickelung der ersten Embryostadien nicht nöthig. (Siehe S. 1008 ff.)

§ 18. Die Entwickelung des befruchteten Eies vollzieht sich in zwei wesentlich verschiedenen Arten des Geschehens:

a) erstens durch typische, fest normirte Vorgänge, welche zum Theil dadurch charakterisirt sind, dass sie eine Strecke weit unabhängig von dem Geschehen in den anderen Theilen, also selbstständig in natürlich abgegrenzten Bezirken des gefurchten Eies oder auch noch des Embryo verlaufen (Selbstdifferenzirung dieser Bezirke): typische sive normale (directe) Entwickelung.

b) zweitens in atypischen Vorgängen, welche Störungen des normalen Verlaufes durch morphologische Selbstregulationsmechanismen unter weiter als normal ausgedehnten Wechselwirkungen ausgleichen: atypische s. regulatorische (indirecte) Entwickelung.

§ 19. Die typische Entwickelung wird durch das bei und infolge der Befruchtung activirte, daher „typische“ Idioplasson vollzogen; die atypische sive regulatorische Entwickelung geschieht unter und nach

Activirung von durch die Befruchtung nicht activirtem „Reserveidioplasson."

§ 20. a) Störungen der Qualität oder der Anordnung von Theilen oder Defect von Theilen des mehr oder weniger weit entwickelten Ganzen, also abnorme Nachbarschaft veranlasst in den normal gebliebenen Theilen, welche noch zu höherer Leistung als zur Bildung der eigenen Zellqualität geeignetes Reserveidioplasson enthalten, die Activirung des letzteren.

Unter Wirkung des normal verbliebenen Theiles des entwickelten typischen Ganzen und des durch das Reserveidioplasson dargestellten potentiellen typischen Ganzen (resp. Theiles desselben) findet eine diesem Typus entsprechende, mehr oder weniger vollkommene Wiederherstellung des entwickelten Ganzen unter Umdifferenzirung resp. Neubildung statt: morphologische Selbstregulation (siehe diese sowie Regeneration, Postgeneration).

b) Dabei findet eine Concurrenz umdifferenzirender Wirkungen unter den Zellen statt, in welcher die Wirkungen der dem normal verbliebenen Theile des Individuums näherliegenden Zellen über die von den abnormen Zellen ausgehenden Wirkungen siegen (siehe S. 897 u. f. und Reserveidioplasson, Regeneration, Postgeneration). Auch innerhalb der einzelnen Zellen kann Abnormität der Anordnung und Qualität der Theile Veranlassung zur Activirung des Reserveidioplasson werden (siehe Dotter, Halbbildungen).

§ 21. Die Befruchtung bewirkt sogleich individuelle sive personelle Differenzirung, d. h. Bildungen, welche auf ein einziges ndividuum, auf eine Person angelegt sind; die ersten Furchungszellen werden dementsprechend actuell ungleich gebildet; potentiell d. h. in ihrem Reserveidioplasson aber sind die ersten Furchungszellen einander gleich und zwar totipotent.

§ 22. Die differenzirenden Wirkungen der Epithelien gehen am meisten von den „Seitenflächen", weniger von den „polaren" Flächen derselben aus (S. 785).

§ 23. Viele in geringem Abstande von einander befindliche Furchungszellen üben eine directe Näherung veranlassende Wirkung auf einander aus (S. 988 u. f.).

§ 24. Künstlich oder zufällig zusammengeordnete, sich berührende Furchungszellen wirken umordnend auf einander (S. 990 u. f.).

B. Gestaltungs-Regeln.

§ 1. Beim Froschei fällt unter normalen Verhältnissen die Medianebene des Embryo mit der ersten Furchungsebene zusammen.

§ 2. Bei den meisten bilateral-symmetrischen Thieren entspricht unter normalen Verhältnissen eine der beiden ersten Furchungsebenen des Eies der Medianebene des Embryo (S. 768).

§ 3. Bei den Metazoen stehen unter normalen Verhältnissen die drei ersten Furchen des Eies in typischen Richtungsbeziehungen zu den drei Hauptrichtungen des Embryo (S. 768).

§ 4. Die Kopfseite des Froschembryo entspricht der Seite des höherstehenden hellen Eipoles, die Schwanzseite der entgegengesetzten Seite (siehe: caudal).

§ 5. Bei schiefer Zwangslage des Froscheies ohne besondere Deformation desselben steht die erste Furche annähernd entweder in Richtung oder rechtwinkelig zur Richtung der Symmetrieebene der Einstellung des Pigmentes der Eioberfläche (S. 325 u. f.).

§ 6. Steht die erste Furche ausnahmsweise schief zu der durch einfache schiefe Zwangslage bestimmten Symmetrieebene des Rindenpigmentes, so wird letztere nachträglich symmetrisch zur ersten oder zweiten Furche umgearbeitet (S. 327, 340).

§ 7. Bei einfacher schiefer Zwangslage des Froscheies entsteht häufig die ihrer Bedeutung nach der normalen zweiten Furche entsprechende Furche als erste (S. 329).

§ 8. Der intraovale Verlauf des Samenkörpers vollzieht sich beim Froschei in zwei typisch verschiedenen Bahnen: der Penetrationsbahn und der Copulationsbahn (S. 371 u. f.).

§ 9. Die erste Theilungsebene des Furchungskernes geht normaler Weise durch die Copulationsrichtung dieses Kernes (S. 384).

§ 10. Die erste Theilungsebene des Dotters geht normaler Weise durch den senkrechten Meridian der Eintrittsstelle des Samenkörpers in das Ei (S. 388).

§ 11. Umschriebene Defecte an dem mehr oder weniger gefurchten Froschei können „umschriebene" Defecte am Embryo zur Folge haben (S. 180).

§ 12. Eine der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies kann sich nach Tödtung der anderen Zelle zu einem (rechten, linken oder vorderen) halben Embryo entwickeln (siehe Halbbildungen).

§ 13. Die erste Entwickelung des Froscheies und -Embryo ist eine Mosaikarbeit aus mindestens vier den ersten Furchungszellen entsprechenden, eine Strecke weit sich selbstständig entwickelnden Stücken (S. 455).

§ 14. Die Hemiembryonen des Froscheies können früher oder später die fehlenden Körperhälften postgeneriren, sowohl mit Verwendung von Material der operirten Eihälfte (S. 484) wie ohne dieselbe (S. 796).

§ 15. Die Postgeneration der Hemiembryonen geschieht bei Verwendung von Material der anderen Eihälfte unter abhängiger Differenzirung dieses Materials, welche von der primär entwickelten Hälfte aus bewirkt wird (S. 508).

§ 16. Die bei normaler Einstellung obere Seite des Froscheies, der Morula, Blastula entspricht in ihren Producten der ventralen Seite des Embryo (s. S. 527).

§ 17. Die Gastrulation des Frosches vollzieht sich unter bilateraler Epibolie und Concrescenz (S. 529).

§ 18. Das explicite Material des künftigen Medullarrohres liegt am gefurchten Froschei (an der Morula und Bastula) in Form eines Ringes etwas oberhalb des Ei-Aequators (S. 529).

§ 19. Die „Furchung“ der höheren Vertebraten leistet zum Theil bereits Arbeit, welche bei den niederen Vertebraten erst durch die „Gastrulation“ besorgt wird (S. 535).

§ 20. Weder der Wechselstrom noch der galvanische Strom vermögen als solche die Richtung der ersten Theilung des Froscheies zu beeinflussen. Das Gleiche gilt für die Besamungs- und Copulationsrichtung (S. 556, 571, 583).

§ 21. Die lebende Zellleibsubstanz der früheren Entwickelungsstadien der Wirbelthiere besitzt eine starke Reactionsfähigkeit auf electrische Einwirkungen (auf Gleichstrom, Wechselstrom und die Schläge der Leydener Flasche), welche den Zellen des älteren Thieres nicht mehr zukommt, welche aber bei Protisten und Cölenteraten (Hydra) während des ganzen Lebens sich findet (S. 745).

§ 22. Bei intraelectrolytärer electrischer Durchströmung bildet an der lebenskräftigen Morula, Blastula und Gastrula jede Zelle ein resp. zwei Specialpolfelder, während die gleichen Objekte, wenn sie in ihrer Vitalität geschwächt sind, blos zwei Generalpolfelder bilden und sich damit wie das noch ungetheilte Ei verhalten (S. 752).

Autoren-Register
zu Band I und II.

Ahlfeld, Fr. II 121, 194, 518.
Alessandrini I 204.
Altmann II 85.
Ampère II 3.
Argyll, Duc of I 142.
Aristoteles I 388.
Auerbach, L. I 242; II 118, 299.
v. Baer, C. II 25, 30, 36, 213.
Balbiani, E. G. II 90, 307.
Balfour II 30, 31, 286.
van Bambeke, Ch. 358, 368, 510.
Bardeleben, K. I 80, 179, 180; II 212.
Barfurth, D. I 146, 163, 243, 754; II 160, 200, 490, 528, 540, 811, 837, 880, 942.
Beale II 315.
Beard I 244
Beclard I 242.
Beethoven I 412.
Benecke, B. II 293.
v. Beneden, Ed. II 30, 111, 285, 295, 381, 391, 769, 853.
Beneke, Rud. I 315; II 293.
Bergh, S. II 768.
Bergmann II 203.
Bernard, Cl. I 309.
Berthold, G. I 412; II 33, 91, 305.
v. Bezold II 577.
Bidder I 286, 295, 310.
Billroth I 304.
Blochmann II 43.
Boegle I 734.
du Bois-Reymond, E. I 146, 644, 733; II 212, 730, 751.
Boll I 263, 315.
Borelli I 497.
Born, G. I 139; II 44, 107, 257, 293, 297, 305, 334 A., 358, 360, 368, 397, 405, 416, 514, 787, 848, 849, 852, 853, 924, 925, 942, 954, 960 u. f., 999, 1015.
Bornet I 791.
Boulenger II 42.
Boveri, Th. II 44, 315, 833, 1005.
Braem, F. II 118, 305, 839.
Braune, W. I 268, 598; II 427.
Brown, A. E. I 191.
Brown-Séquard I 295, 296.
Brücke, E. I 71.
Büchner, L. I 191.
Bunting, M. II 985.
Busch, F. II 212.
Bütschli, O. I 208, 412, 445; II 33, 61, 91, 315.
Cailletet I 257.
Calberla II 510.
Canstatt I 324, 544; II 211.
Carrière, J. I 205, 344; II 837.
Cartesius I 67.
Chabry, L. II 44, 788, 880, 958.
Charcot I 296.
Chun, C. II 808, 856, 886.
Clapp, Corn. II 853.
Claus, C. I 144.
Cohen, E. I 788.

Cohn, Ferd. I 802.
Cohnheim, J. I 255, 262, 285, 301, 309, 633; II 212, 495, 751.
Colasanti I 177, 287.
Coste II 351.
Coulomb I 58.
Cruveilhier I 268.
Culman I 735.
Cyon I 165.
Dahl, Friedr. I 410.
Darcy I 48, 57.
Dareste, Cam. I 83, 243; II 44, 423, 517.
Darwin, Ch., I 141, 154, 157 u. f., 191, 270, 280, 443; II 212.
v. Davidoff, M. II 89, 853.
Dewitz, J. II 432.
Ditscheiner II 669.
Drasch, O. I 258.
Dreyer, Friedr. II 58, 69, 91, 914.
Driesch, Hans I 208; II 58, 69, 78, 305, 456, 467, 790, 793 u. f., 835 u. f., 863, 874 u. f., 881, 905 A., 949 A., 951 u. f., 1004 u. f.
Duchenne I 244.
Duncan, M. I 796.
v. Ebner, Vict. I 717; II 30, 708, 911.
Ebstein I 296.
Eckardt, C. Th. I 323, 384.
Ecker II 437.
Eckhart, P. II 827.
Edinger, Ludw. I 240, 250.
Ehlers I 789.
Eichbaum, F. I 720.
Eichhorst I 291.
Eidam I 802.
Eimer I 116; II 66.
Elsberg I 231.
Empedocles I 153.
Endres, H. II 518, 942 A.
Engelmann, Th. I 259, 288, 623; II 577.
Erbkam, R. I 258.
Errera, Leo II 33, 91.
Exner, Sigm. I 164, 177, 191.
Feuer I 292.
Fick, A. I. 578, 633; II 427.
Fick, Eug. I 334.
Fick, Ludw. I 264; II 44, 212, 230.
Fick, Rud. I 354; II 376.
Fiedler, Carl II 790, 880, 1007.
Fischer, H. I 190, 313.
Fischer, E. II 206, 829.
Flahault I 791.
Flemming, W. I 255, 393; II 85, 126, 283, 315.
Flourens I 740.
Flügel, A. I 598.
Foerster, Aug. I 205.
Fol, H. II 288.
Fraenkel, E. I 213.
Fraisse, P. I 146, 344, 754; II 512, 837.
Friedländer, C. I 169, 262.
Friedreich I 251.
Fries, J. Fr. I 449.
Froriep, Rob. I 244, 650.
Gad, J. I 650.
Galton II 61.
Gaule, J. I 293.
Gegenbaur, C. I 139; II 231.
Gensch II 477.
Geoffroy, St. Hilaire I 270.
Gerlach, Leo II 44, 122, 194, 423, 517.
Goethe I 270.
Goette, Al. II 30, 330, 531, 768, 801, 837, 853, 855.
Graham I 91.
Grapow I 181.
Grashof I 58.
Grawitz, P. I 147, 235, 657.
Grobben, C. I 212.
Grossmann I 357.
Gruber, A. II 43, 44, 90.
Grützner, P. I 347.
Gubler I 578.
Gudden I 164.
Guébhard, Adrien II 668.
Guérin, J. I. 331, 580.
Guldberg, G. I 144.
Gurlt I 749.
Haeckel, E. I 139, 142 u. f., 210, 227, 231, 388, 391, 406, 410 A.; II 66, 69, 212, 286, 999.
Haecker, Val. II 315.
Haensell I 549.
Hagen I 48, 57.
Hagenbach I 48.
du Hamel I 742.
Hanau, Arth. II 496.
Hansemann, D. II 138, 315, 830.

Hartmann, Ed. von I 143.
Harvey I 393.
Hasse, C. I 79, 265, 334 A., 336 A., 442, 466, 770, 776, 802; II 315, 999.
Hatschek I 394 A.
Hauerwaas I 266.
Hauptmann, Carl I 388.
Heiberg I 204.
Heidenhain, Mart. II 976 A.
Heidenhain, Rud. I 165, 286, 297.
Helmholtz, H. I 324.
Henke, Wilh. I 173, 202, 579; II 44, 212.
Henle I 368, 633, 702; II 212.
Hensen, V. I 191, II 32.
Heraklit I 216.
Herbst, C. II 835.
Hering, E. I 191, 208, 243, 371; II 577.
Hermann, L. I 284, 290, 305; II 671, 730, 748, 751.
Hertel I 1.
Hertwig, O. II 6, 75, 89, 182, 262, 305, 323, 332, 346, 351, 355, 443, 486, 525, 526, 776, 782, 793, 802 u. f. 826, 847 u. f., 863, 874 u. f., 881 A., 905, 928, 941 u. f., 950, 954, 1007 A.
Hertwig, Rich. II 44, 314, 841, 999.
Heuser II 315.
Hirschberg I 293.
His, W. I 210, 264, 268; II 30, 39, 147, 203, 212, 214, 229, 240 u. f., 245, 251, 315, 426, 427, 527, 530, 534, 768, 801.
Hofer, Bruno II 90.
Hoffmann, C. K. I 177.
Hueter, C. I 579.
Hutchinson I 213.
Hyrtl I 3, 45 71, 599, 702.
Jacobson I 48, 91.
Janosik, J. II 213.
Joessel, G. I 204.
Joseph I 293.
Julin, Charles II 119, 285, 424, 769, 853.
Kapp I 755.
Kassowitz, M. I 293, 717; II 212, 229.
Katzenstein I 239.
Kayserling, A., Graf I 379.
Keibel, F. II 89, 530, 795, 811.
Keuchel I 307.
Kiprijanoff I 797.
Kirchhoff II 3.
Klaussner, F. II 518.
Klebs, E. II 315.
Klein, E. I 379.
Klemensiewicz I 258.
Knop, W. I 379.
Knorz I 173.
v. Koch, Gust. I 443 A, 779.
v. Koelliker, A. I 266, 351, 371, 379, 790, 796, 797; II 66, 97, 426, 999.
Koester I 665, 716.
Kollmann, J. I 549; II 75, 213, 226, 254, 530.
v. Kowalewski, M. II 424.
Krause, W. I 12, 287.
Kühne, Wilh. I 341; II 576, 583, 620.
Kükenthal, Willy I 466, 478, 555, 567.
v. Kupffer, C. II 293, 477, 801.
Kussmaul II 254.
Küster I 179.
Küstner, O. I 380.
Lamarck I 156, 227, 280, 768; II 211.
Langendorff II 193.
Langerhans, P. I 179.
Laulanié I 549.
Legros I 295.
Lehmann I 802.
Leopold, S. II 206, 829.
Leuckart II 153, 203, 315.
Leuwenhoek I 708.
Leyden I 291.
Lichtheim I 251.
Loeb, Jacques I 84, 285, II 985, 1004, 1012.
Lott, G. I 258.
Lotze, H. II 11, 147.
Luchsinger I 176, 183, 286.
Lücke I 301, 380.
Ludwig, Carl I 48, 305; II 212.
Lwoff, Bas. II 533.
Mach, E. II 669, 708.
Magendie, I 507.
Marchand, F. II 205, 829.
Marey, E. J. I 580, 626, 629.
Marie, P. I 250.
Mariotte I 210.
Marling I 179.
Marshall, W. 143, 179.
Martin, I 380.

Martiny I 179.
Mayer, Sigm. I 292, 295, 298 u. f., 310.
Meckel II 518.
Meissner I 287.
Merkel, Friedr. I 144, 179.
Messerer I 280.
v. Metschnikoff, El. I 144, 147, 235; II 307.
Meyer, Herm. I 181, 703; II 44, 211.
Miller I 791.
Minot, Ch. Sedgw. II 34, 529.
Mitchell I 296.
Moleschott I 242
Morgan, T. H. II 305, 530, 985, 1004, 1015.
Moseley, H. N. I 797.
Müller, Fritz I 210, 243, 443.
Müller, Joh. I 544, 633; II 211.
Müller, Wilh. I 163.
Murisier II 230.
Naegeli I 141; II 864.
Nasse, H. I 293; II 212.
Newport, G. II 416, 424.
Newton I 210; II 30, 293.
v. Nordenskjöld, E. I 442, 770, 780.
Nothnagel, H. I 97, 144, 163, 319, 322, 384, 768.
Nuel, J. P. II 98, 285.
Nussbaum, M. I 208, 212; II 43, 44, 61, 90, 307, 813, 854, 861, 895.
Obolensky I 286.
Ollier I 309.
Orth, J. I 384.
Osborn, H. F. I 768; II 510.
Owen II 61.
Paget I 310.
Pander, Chr. II 147, 244.
Panum II 44, 205, 423, 829.
Partsch, C. I 169.
Pascheles II 708.
Pasqualini II 669.
Peltier II 751.
Pettenkofer I 242.
Pfaff I 257.
Pfeffer, Georg I 146.
Pfeffer, W. I 259.
Pfitzner, W. I 386 A; II 126.
Pflüger, E. I 166, 243, 408, 410; II 44, 114, 123, 304, 326, 523, 577, 769, 848, 881, 925, 942, 1004.
Philipeaux I 165.
Platner, G. II 514.
Platte, W. II 912.
Poiseuille I 48, 57.
Popoff, Dem. I 19, 84.
Pouchet II 958.
Preyer, Wilh. I 139, 193, 201, 228, 392, 410; II 106, 212.
Quincke, G. II 33, 91.
Rabe, L. I 179.
Rabl, C. II 309, 313, 315.
Raehlmann I 193.
Ranke, J. II 212.
Ranvier I 258.
Rauber, Antinous I 280, 719, 729; II 11, 30, 86, 90, 112, 165, 271, 324, 350, 444, 534, 801.
Ravogli I 549.
v. Recklinghausen I 721, 765; II 444.
Reichel I 708.
v. Reichenau I 144.
Reichert I 733.
Reid I 244.
Remak I 315; II 126, 314.
Retterer I 386 A.
Reuleaux I 1.
Ribbert I 163, 322, 384; II 43 A.
Riehl, A. I 144.
Rindfleisch, E. II 212.
Rockwell I 244.
Roemer I 802.
Rohde, Friedr. I 384, 452.
Roiti II 669.
Rollett, A. I 188, 292; II 657.
Romanes, G. J. I 141, 142, 226, 305 A
v. Rosen I 213.
Rott, Th. I 268.
Rückert, J. II 478.
v. Sachs, Jul. II 61.
Samuel, S. I 221, 262.
Schaffer, J. I 791 A., 801 A.
Schanz, Fr. I 327.
Schenk, S. I 242.
Schewiakoff II 43.
Schiefferdecker I 296.
Schiff I 165, 177, 285, 288, 293, 295, 296, 309, 310.
Schiller, Fr. I 331.

Schmidt, O. I 161.
Schreiber I 197.
Schrohe II 153.
Schuchardt, Carl I 163; II 496.
Schultze, Bernh. II 122.
Schultze, Max II 258.
Schultze, Oscar II 258, 267, 273, 529, 531, 932 u. f., 949, 965, 1010.
Schulz, L. H. I 294.
Schulze, Frz. Eilh. I 790.
Schwalbe, G. I 86, 169, 366; II 30, 427.
Schwarz, Frank I 802.
Scott, II 510.
Sczelkow I 305.
v. Seeland I 236.
Seeliger II 853.
Seidlitz, G. I 161.
Selenka, II 769, 875.
Semon, R. II 530.
Senftleben I 292.
Solger, B. I 386 A., 717, 718 u. f., 797.
Spallanzani II 839.
Speck I 242.
Spencer, Herb. I 141, 142, 226, 231, 305 A., 387, 391; II 212.
Spengel, J. W. II 123.
Spitta, Herm. I 145.
Spitzer, Hugo I 144, 438 u. f.
Spring, W. I 257.
Stahel, Hans I 43, 68.
Steudener II 212.
Stirling I 310.
Strasburger, E. II 126, 309, 312, 315.
Strasser, H. I 146, 163, 179, 356 A., 384, 496, 580, 768; II 30, 149, 212, 229.
Stricker, S. I 549; II 212, 532, 801.
Strümpell, A. I 250, 265.
Swammerdam II 106.
Tait, P. G. I 682.
Taschenberg, O. I 409.
Thiersch I 262.
Thoma, R. I 19, 68, 83, 97, 98, 319, 384; II 45.
Thomson, W. I 682.
Thürler, L. I 181.
Tiegel, I 174.
Tizzoni I 258.
Toldt, C. I 2, 74, 268, 371.
Tornier, G. I 141, 768.
Traube I 285.
Trembley II 43, 813.
Tribe, A. II 669.
Tyndall I 410.
Uhthoff I 287 A.
Valentin II 153.
Verworn, M. I 412; II 90, 291, 577, 951 A. 997.
Vesal I 268.
Virchow, H. II 213.
Virchow, R. I 167, 219, 251, 257, 301, 309, 314, 328, 334, 393, 544, 616, 633; II 212, 283, 495, 517, 751.
Vogel, J. I 242, 305.
Vogt, C. II 801.
Voit I 242, 309.
Volkmann, A. W. I 48, 163, 258, 280, 380.
Volterra II 669.
de Vries, H. I 231; II 83, 864.
Vulpian I 165, 288, 293, 295.
v. Wagner F. II 841.
Wagner, Moritz I 216.
Waldeyer II 30, 200.
Wallace I 142, 154.
Waller I 288.
Weber, Ed. Fr. I 577, 623.
Weber, E. H. I 204.
Wedl I 795, 797.
Wegner, G. I 266, 351.
Weigert, Carl I 221, 240, 262, 264, 291; II 514, 515.
Weisbach I 48, 57.
Weismann, Aug. I 144, 190, 208, 231, 384, 449 u. f.; II 6, 8, 30, 61, 66, 68, 71, 83, 307, 846, 870, 875, 977.
Welcker, H. I 375, 605.
Whitman, C. O. II 806, 985.
Wiener, Max I 326.
Wiesner, J. II 83.
Willkomm, M. I 410.
Wilson, Edm. B. II 819, 831, 834, 875, 877, 880, 989 u. f., 1004, 1005, 1006, 1009.
Winkler, E. I 675, 683.
Witkowsky I 193.
Wolfermann I 179.
Wolff, C. Fr. II 283.

Wolff, G. I 147, 148, 235, 407 A.; II 66.
Wolff, Jul. I 144, 166, 179, 356 A., 357, 384, 662, 701, 716, 721, 723 u. f., 766, 768; II 45, 160, 212.
Wundt, W. I 145, 218, 448; II 223.
Würth, E. I 410.
v. Wyss I 262.
Young I 242.
Zahn, Wilh. II 206, 829.
Ziegler, E. I 384, 549.
Ziegler, H. E. II 305, 922, 942 A., 976 A.
Zielonko I 167.
Zschokke I 681, 719, 729, 761.
Zuckerkandl I 2, 74, 268, 371.

Sach-Register

zu Band I und II.

A nach einer Seitenzahl = Anmerkung.

Abhängige Differenzirung[1]) I 205 u. f.; Definit. II **14** u. f.; Vorkommen I 205, II 20, 31, 98 u. f., II 72, 234, 287, 427, 820; zur Einheit des Ganzen I 39, Nr. 27, Nr. 28; vom functionellen Reiz a. D. I 346; a. D. des Eies von aussen II 422; a. D. im Kern II 45 Anm.; zwischen Zellleib und Kern II **303**, 306, **317**, 337, **927—937**; zwischen Zellen II 306, 317; der Bindesubstanzen I 333 u. f.; wandernder Zellen II 801. Siehe auch: Differenzirung; Correlationen; Wirkungen; Entwickelung, atypische; Epigenesis; Umdifferenzirung; gestaltende functionelle Anpassung; Massencorrelation; Kampf der Theile; Regeneration; Postgeneration; Selbstregulation (morphologische).

Abhängige Differenzirungsgebilde II 908; temporäre, permanente II 908.

Abiogenesis, durch Züchtung der Grundfunctionen des Lebens I 409—416.

Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe: Thatsachen I 11 u. f.; Ursachen I 80 u. f.; des Venenstammes bei der Vereinigung etc. I 11 u. f.

Abplattung der Organe aneinander I 268.

Abscheerung, Scheerung oder Schub. Defin. I 505, **679**; A. ist abhängige Differenzirung II 234; A. als functioneller und zugleich Entstehungs- und Erhaltungsreiz des Knorpels II 227; ihre Bedeutung für die Localisation der Epi- und Apophysen II 229; ihr Vorkommen II 230; horizontale, verticale A. I 511, 516; A.-sfasern I 483; A.-sfaserpaare: im Perimysium internum I 182, in der Flosse des Delphin I 516, 558.

Abschnürungen II 37.

Absterben des jungen Embryo, Zeichen desselben II 150; während der Furchung II 156.

Abstraction, Wesen und Entstehung derselben I 414.

Accessorische Organe, als Beweis von Selbstdifferenzirung II 206.

Acephalus, künstlich hervorgebrachter II 166; als Beweis von Selbstdifferenzirung II 205.

Achromatintheilung, ev. Bedeutung II 139, 312.

Acormus als Beweis von Selbstdifferenzirung II 205.

Activität der Ernährung I 308, 311, 312.

Activitätshypertrophie od. functionelle Hypertrophie I 166 u. f.; Gesetz der dimensionalen Hypertrophie I 166; sie ist nicht bedingt durch die functionelle

[1]) Die in den Abhandlungen neu eingeführten oder in neuem, bestimmt definirtem Sinne gebrauchten Termini sind fett gedruckt.

Hyperämie I 315—325; ihr Antheil an der functionellen Structur I 356—360, II 205; A. der Muskeln I 285, 631; Ursache I 637; A. der „langen Knochen" I 758; A. der Lymphdrüsen, Milz und Niere: Auslösung derselben durch vermehrte Blutzufuhr I 311.

Aehnlichkeitswachsthum I 128 (172), 202.

Aehnlichkeit zwischen Eltern und Kindern I 332 A; Ursache, siehe Keimplasson, Vererbung.

Aequator, electrischer, II 579.

Aequatorisation, electrische II 703.

Aequipotentiale Flächen, ihre Darstellung an Froscheiern II 550 u. f.

Aequivalente zwischen Reizgrösse und geweblicher Reactionsgrösse I 347, 553, 559 u. f.; a) der Bildung I 555; b) der Erhaltung I 555; des Bindegewebes I 559; siehe auch Gleichgewicht, Coefficienten der Gewebebildung.

Aethalium septicum, seine electrische Polarisation II 582.

Algen, im Knochen lebende I 769—802, speciell 791.

Allantois, electrische Polarisation derselben II 636.

Allobiosis atrophischer Theile I 648.

Alloplasia II 80.

Alloplasten II 85.

Allotrophie der Muskeln I 622, 648.

Altersstörungen, Ursache in mangelnder Züchtung I 653.

Amnionkreislauf, Richtungsverhältnisse seiner Blutgefässverzweigungen I 16, 19.

Amphioxus, Entwickelung einer der beiden ersten Blastomeren II 831, 877, 879; einer der 8 ersten Blastomeren II 832.

Amorphus als Beweis von Selbstdifferenzirung II 205.

Amyelia, künstliche durch Borsäure II 152 Anm., 887 Anm.

Anachronismen der Entwickelung als Beweis von Selbstdifferenzirung II **203**; ihre formalen Folgen II 114; A. der Furchung II 117, 164, 176, **329**, **445**, 855, Ursache II 338, bei Zwangslage II 400, bei Deformation (Pressung) II 445, 838; A. in der Sonderung der Keimblätter und ihre descriptive Bedeutung II 438, 440, 458; A. der Medullarrohrbildung II 438, 440.

Analyse der organischen Gestaltungen II 86, 1020.

Anatomie II 21; bisherige Richtung derselben II 26; vergleichende A. II 51, ihr Nutzen für die Entwickelungsmechanik I 343, 363.

Anderdifferenzirungsgebilde II 910.

Anenteria II 442; s. auch Anentoblastia.

Anentoblastia II 442, 782, 965; s. auch Asyntaxia medullaris.

Anophthalmie als Beweis von Selbstdifferenzirung II 205.

Anordnungsstörungen, Entwickelung dabei II 896 u. f.; s. auch Selbstregulation; Entwickelung, atypische.

Anpassung, Definition I 157 A.; **A. Indirecte**: durch Auslese unter den Individuen I 157; **B. Directe**: 1. auf nicht-functionellen Correlationen beruhende I 130—132, 2. auf functionellen Correlationen und deren gestaltenden Wirkungen beruhende: **Functionelle Anpassung** siehe diese; F. A. der Blutgefässwandung I 66 u. f., 82, 95 u. f.; der Knochengestalt, Wanderung der Kanten I 606; der Knochenstructur, siehe Knochen; der Muskellänge: an die Bewegungsgrösse der Befestigungspunkte I 583—623; an die mittlere Grösse des Impulses I 588; durch Schrumpfung I 600, 608, 615; A. des Embryo an passive Deformation II 245, 252; des Eies II 246; qualitative A. an Reize I 283; vollkommene I 347; sinkende I 348; an die Reizfrequenz und -Intensität I 283, 345, siehe Theilauslese, Gewöhnung.

Anpassungsfähigkeit: Abnahme der qualitativen A. mit dem Alter I 373; phylogenetischer Verlust derselben, bedingt durch Selbstregulation I 224, 337.

Anstichversuche an Eiern: Methode II

940 u. f.; Priorität II 957; Ergebnisse II 153—200, 432—458.

Antidarwinisten II 67.

Aorta, Verästelungsregeln I 24.

Aponeurosis palmaris und plantaris, Function als Ligg. cutanea etc. I 180.

Apophysen, Ursache ihrer Entstehung und Localisation II 228, I 811.

Arbeitsorgane, ihr von der Hyperämie unabhängiges Wachsthum I 311, 327.

Architecturumwälzung der Knochen, ihre Vermittelung I 357.

Area vasculosa, Regel ihrer Gefässverästelung I 19, 31.

Art, Bedingung ihrer höchsten Vervollkommnung durch functionelle Anpassung I 382; Perioden und Ursachen ihrer Variabilität und annähernden Constanz I 117, 224, 337 u. f., 455.

Arteriae: pulmonales foetales, ihre grosse Weite, 326 A.; meningeae mediae, Verästelung I 25, 87; coronariae cordis: Ursprungswinkel und seine Bedeutung I 34, 71; recurrentes, Abgangsregel I 35, siehe auch Blutgefässe.

Arzneimittel, gestaltende Wirkung auf den Embryo II 887.

Ascidien-Halbbildung aus einer der beiden ersten Blastomeren II 788.

Assimilation I 208, II 76 u. f., als Problem I 411 Anm., II 79; **morphologische** A. I 223, II 80, 1020; **functionelle** A. II 1022; Selbstregulation der A. I 224; vollkommene, unvollkommene II 76; Fremdassimilation II 77; **präparative, generative, reparative** A. II 79; **Selbstassimalation** II 76—79; Abhängigkeit der A. vom Umsatz I 401; Züchtende Wirkung der A. I 222, 231 u. f.; Nutzen der A. I 394; A. als Grundbedingung der Vererbbarkeit I 395, 451, II 62; Bedeutung der A. für die Uebertragung des Gesetzes der Trägheit auf die mit Stoffwechsel verbundenen Vorgänge I 332.

Ast, der Arterien, Definition I 11.

Astkeil der Gefässe I 81.

Astverlaufswinkel I 15.

Astwinkel = Asturspsprungswinkel der Arterien, Definition I 15; ihn bestimmende Regeln I 15 u. f.

Asyntaxia medullaris II **443**, 447 524 Fig. 4, 526, 528; künstliche totale (durch Pressung) II 89, **922**, 965; durch Anstich II 160, 162, 163, 167, 168, 171, 172, 173, 177, 178, **185** Anm.; als Anlass zu Doppelbildungen II 517 u. f.

Athmungsfunction der Theile der Blastula und Gastrula II 323.

Atrophie: der Organe und Nerven nach Nervendurchschneidung I **284** u. f.; des Bindegewebes durch Ueberdehnung I 554.

Atrophische Organe, ihr Stoffwechsel I 285; ihre Erhaltung bei mangelnder Concurrenz um den Raum I 269.

Attractive und **tractive Wirkungen** zwischen Kern und Zellleib II 474, siehe auch „Zellleib".

Aufhellung der Eirinde, typische nach der Befruchtung s. II 355, 410.

Aufzehrung von Zellen durch andere, Zeichen dafür II 494; siehe auch Kampf.

Augenblase, primäre und secundäre, ihre electrische Polarisation II 637.

Ausbildung, feinere, von Organen I 363.

Ausführungsgefühle, controlirende, beim Lernen I 565 u. f.

Auslese: 1. im Organismus I 218, durch den Stoffwechsel bedingte I **231** u. f. **Partial-** oder **Theilauslese** I 541; 2. Personal- oder **Individualauslese** I 247, 538 - 541.

Auslösung I 240 Anm., II 38, 45, 63, 81, 82, 86, 87, siehe auch Activirung. Ihre Unabhängigkeit von Wirkungungsäquivalenten I 553. A. von Differenzirung II 409, 509; der Regeneration und Postgeneration II 800, 810, 897; der Parthenogenesis II 823.

Ausmerzung I 541, siehe Auslese.

Ausstülpungen II 37.

Autobiosis atrophischer Theile I 648.

Autogonie des ersten Lebens durch Züchtung der Grundfunctionen I 409—416.

Autokineon I 231 A., II 84.

Automatie, geringer Nutzen derselben I 398.

Automerizon I 231 A, II 84.
Autophelie, siehe Selbstnützlichkeit.
Auxon II 84.
Axe, neutrale im Knochen bei Biegungsbeanspruchung I 683.
Axolotl-Ei, Befruchtung, Copulationsbahn II 376.

Bänder, functionelle Anpassung I 168; Ursache ihrer Gestalt I 355, 360, 361; ihrer Structur I 359, 363; Erhaltung zufällig entstandener B. I 361 A.; Wanderung I 606.
Beanspruchung der Widerstandsfähigkeit der Gebilde, die fünf Arten derselben I 505, 678; a) constante B., Einfluss auf die Structur I 547, 706; b) inconstante B., Einfluss auf die Structur I 553, 705; B. der Knochen I 120, 681 Anm., 720, 761.
„Befruchtende" Wirkung des Samens, Definition II 294.
Befruchtung, Leistung II 833; Bestimmung der caudalen Seite des Embryo durch die B. II 409; Verzögerte B.: Geschwulstkeime II 496 Anm.; Abnormität der B. II 367; Künstlich localisirte B. II 300, 352 u. f.; Methode II 359; ihre Wirkung auf die Anordnun des Dotters II 355, 401 Anm.
Befruchtungsseite des Eies II 355, 357, 534; durch die Lage derselben bestimmte Gestaltungen II 425; Abweichungen davon II 426; Anhäufung von Protoplasma daselbst II 401 Anm.
Begattungsorgane, Entstehung ihrer Gestalt I 378.
Besamungsrichtung, Wirkung des electrischen Stromes auf dieselbe II 583.
Beständigkeit der Gewebsleistungen II 72, s. auch Auslösungen; B. organischer Producte bei Wechsel ihrer Herstellung, siehe Constanz.
Bestimmung, mehrfache, derselben organischen Gestaltung I 507; Beispiel I 530 u. f.
Bewähren, Sich-, der Organismen I 424, 427.
Beweis, Unsicherheit der auf Grund normaler Vorgänge erschlossenen ursächlichen Beziehungen II 30, 75, 928.
Bewusstsein, mögliche Entstehung desselben I 414.
Biegung, I 683; mögliche Ursachen derselben 235, 242; Ermittelung dieser Ursachen II 239.
Biegungsebene, Definition I 511.
Biegungsfestigkeits-Construction aus Bindegewebe I 510 u. f.; aus Knochen I 683, 689, 727; Seitenflächen I 511; Oberfläche I 511.
Biegungslinie, Definition I 511; ihre Ermittelung I 526.
Bildungen, direct vererbte und secundäre I 201 u. f.
Bildungsäquivalent zwischen Substrat und Reizgrösse I 554.
Bildungscoefficienten: a) des Knochengewebes I 345 Anm.; b) des Bindegewebes I 554, 559; Localisation derselben I 554, 559 u. f.
Bildungsdotter, Zeit seiner typischen, die Richtung der Medianebene bestimmenden Anordnung II **295**, siehe auch Dotter.
Bindegewebe, functionelle Anpassung I 168, 170; Entstehung functioneller Structur aus demselben I 282, 385, 547—553, 808; Entstehung desselben unter Einwirkung von Zug I 550, und des Druckes I 550; Schrumpfung durch Entspannung I 555; Atrophie durch Ueberdehnung I 554; Bildungscoefficient I 555; Erhaltungscoefficient I 555—561; Schrumpfungscoefficient I 555, 559; functionelle Metastructur I 187; phylogenet. Entstehungsbedingung II 227; ontogenet. Selbstdifferenzirung II 239.
Bindegewebsfaser, ihre functionellen Eigenschaften I 486, 508; Bildungscoefficient I 559; Erhaltungscoefficient I 559; Koppelung der Fasern I 484.
Bindesubstanzen, Differenzirungsursachen derselben I 334, 343, 205; Züchtung der B. II 227; Identität ihrer functionellen und Wachsthums-Reize II 229; Wachsthum schon in Folge von Hyperämie I 295, 310, 311.

Biogenetisches Grundgesetz I 209 bis 212, II 71; entwickelungsmechanische Begründung I 443—447.

Biophoren I 231 A, II 83.

Blasenspannungsgesetze, Abweichungen davon bei Furchungszellen II 988.

Blastomeren, siehe Furchungszellen.

Blastula, Defin. II 875; Defectversuche an ihr II 175 u. f.; localisirte Anstichversuche II 527—529; ihr „explicites" Material ist typisch verschieden bei den verschiedenen Vertebratenabtheilungen II 538.

Blutgefässe, Verästelungsgesetze der Arterien I Nr. 1 und 2; Vereinigungsgesetze der Venen I Nr. 1; hämodynamische Gestaltung ihres Lumens durch Anpassung der Intima II 45; Entstehung dieser Gestaltung I 365; dimensionale functionelle Hypertrophie I 168; Regulation der Weite I 316—326, 205; selbstständige Anlage und Wachsthum I 83, 168, 205, 316, 326, 327 A., 385, 815; correlative Entwickelung mit dem Parenchym I 83, 815; directe Ausbildung bei Anlage eines neuen Organes I 564; functionelle Transplantation der B. I 404 A.

Blutgefässwandung, Nachgiebigkeit derselben gegen kleine Flüssigkeitsstösse bei Widerstandsfähigkeit gegen grosse Spannungen I 66 u. f.

Blutgefässweite, morphologische, ihre Regulation I 316 A. u. f., 321; functionelle I 316 A., 321.

Borsäure bewirkt Framboisia embryonalis II 152; bewirkt Amyelia und Telescopnase II 152 A., 887 A.

Brechungsfurche II 111, 351; Entstehung durch Verkleinerung einer Zelle II 166; ihre richtige Stellung zur normalen Furche II 351; Entwickelung bei B. II 911.

Brüste, Selbstbefestigung derselben durch functionelle Anpassung 362 A; Ursache der Hängebrüste I 362 A.

Calcaneus, seine Structur I 720; spongiosa tubulosa I 708.

Callus, provisorische Verwendung desselben zur statischen Structur I 753.

Canalis nutritius, Lage im Knochen I 728.

Capillaren, Anpassung derselben an ihre in den verschiedenen Organen qualitativ verschiedene Function I 314; ihr Verschluss durch von ihr ernährte Theile I 303.

Caudal, Zeit und Ursache seiner Bestimmung am Eie II 113, 326, 341, 349, 357, **408**, 425, **534**, 1026; Variabilität der Bestimmung II 350, 929, 1016, siehe auch cephal.

Causalität siehe Ursachen.

Causa summandi I 538.

Cellulation operirter Blastomeren II 475, 515; sehr frühzeitige II 476; sogleich in kleine Zellen II 783.

Centrosomen, in reorganisirtem Dotter? 480 Anm.; Ueberwanderung II 783; idioplastische Bedeutung 790.

Centrum tendineum des Krokodil, durch die Leber gebildet I 73.

Cephal, Bestimmung desselben am Ei II 113, 326, 349, 408, 1026; durch die Seite des höher stehenden weissen Dotters II 113, 341, **534**; Variabilität desselben II 350, 929, 1016.

Charactere zweiter Ordnung, ihr Werth für die causale Forschung II 94.

Chemotropismus, seine Züchtung I 259; Vorkommen im Embryo II 422; an den Furchungszellen (Cytotropismus) II 995.

Chondroblasten, ihr Thätigkeitsreiz II 227, 229.

Chorda dorsalis des Frosches, Anlagestelle II 456; Selbstloslösung, Selbstordnung ihrer Zellen II 440, 457; Ursache der wechselnden sogen. Abstammung II 457; ihre Dicke beim Froschembryo II 440.

Chromatintheilung, Bedeutung II 139, 310 u. f.

Coefficienten der Gewebebildung I 555; der Gewebe-Erhaltung I 555, 806; der Schrumpfung des Bindegewebes I 555; ihre Züchtung I 559; der Knochenbil-

dung I 281 Anm.; des Muskelwachsthums I 627; C. der Muskelverkürzung I 577, 637. Siehe auch: Aequivalente, Gleichgewicht.

Coincidenz des Befruchtungsmeridianes und des ersten Furchungsmeridianes, ihre Ursachen II 363, 381.

Collaterale Hyperämie, geringe gestaltende Bedeutung I 320, 322.

Combination verschiedener Experimente, hohe Leistungsfähigkeit derselben II 89, 1015.

Compensation des Wachsthums I 270.

Compensatorische Hypertrophie nichtthätiger Organe II 43.

Complexe von isolirt gewesenen Furchungszellen, ihr cytotropisches Verhalten II 988, 993; sie gastruliren nicht II 993.

Complexe Componenten II 82.

Componenten, einfache II 82, 91, complexe, II 82.

Compression des Eies, siehe Deformation.

Concrescenztheorie der Gastrulation resp. des Embryo II 529 u. f., siehe Gastrulation.

Concurrenz der Theile im Organismus I 217 u. f.; siehe auch Kampf der Theile u. Theilauslese; C. in der Differenzirung II 910; C. der Wirkung der Befruchtung und der Zwangslage II 407.

Configuration eines Systems II 233; Ursachen seiner Aenderung II 235—239; Ermittelung dieser Ursachen II 239.

Congruenz der Muskelursprungs- und Ansatzflächen I 584.

Consistenz, ihre functionelle Veränderung in der Schwanzflosse des Delphin I 504.

Constanz: der Art, sie beruht auf Selbstregulation I 224, 337 u. f., 455; Kampf der Theile während dieser Periode der C. I 653; C. der organischen Producte bei Variation ihrer Herstellung II 52, 93, 841; siehe auch Entwickelung, typische und atypische; C. der functionellen Beanspruchung, ihre structurelle Bedeutung I 552, bei den Knochen I 706, 719.

Continuität: des Keimplasson II 61; C. der typischen Structur unter verwandten Lebewesen I 208, 214 A., 241 A., 392, 422 A., II 228 A., 913; C. typischer Differenzirung in der individuellen Entwickelung bereits von der Befruchtung des Eies an II 864—869; C. typischer Richtungsfolge des normalen ontogenetischen Geschehens von der Befruchtung an II 104, 117.

Coordinationen, Ausbildung zweckmässiger I 367, 567.

Copulation der Geschlechtskerne, ihr Mechanismus II 367, bei Zwangslage II 404, künstliche Nachahmung der C. II 34; die C. ist unvollkommene Vermischung II 391 u. f.

Copulationsbahn des Samenkörpers II 376.

Copulationslinie II 384.

Copulationsrichtung der Geschlechtskerne: Wirkung auf die Richtung der Medianebene des Embryo II 121 299, **301**, 344—418, speciell 355—358, 390, **394**, 1025; Einfluss auf die erste Theilungsrichtung II 338, 367; Wirkung des electrischen Stromes auf die C. 584.

Coronararterien des Herzens: Bedeutung der Gestalt ihres Ursprungskegels I 71.

Correlationen: 1. functionelle I. 109, 115, 153, 187, 216, 350—380, ihre „gestaltenden“ Wirkungen siehe Functionelle Anpassung, morphologische; 2. direct „gestaltende“, formal und geweblich differenzirende C I 108, 132, 381, 543, II 15, 20, 29, 38, 65, 72, 82, 187 u. f., 214, 254, 316 u. f., 455, 468, 476, 904, 911, 980, 1001, siehe auch: Massencorrelation; nach Störungen regulatorisch gestaltende C. II 44, 896 und f., 904 und f., 911, 915, siehe auch: abhängige Differenzirung, Epigenesis, Anpassung, functionelle Anpassung, Entwickelung (atypische), Kampf der Theile, Selbstregulation, Umdifferenzirung, Postgeneration, Regeneration; specielle, differenzirende C., unter Zellen II 317, **491**, 495, 502, 506, 507; zwischen Zellleib (Dotter) und Zellkern II 317, 327, 336, 400 u. f., 407, 916,

927—939, 1009 u. f., 1018; von den „Seitenflächen“ der Epithelien ausgehende II 785; zwischen Parenchym und Blutgefässen I 83; bei der Gesichtsbildung II 254, secundäre Geschlechtscharactere II 254; unrichtig angenommene Correlationen II 803—806.

Corrosion: Technik I 2—7; des Nervensystems I 3.

Cutis, Entstehung ihrer Grösse I 555, 567; C. des Delphin, hohe Papillen I 490, 528; typische Anordnung I 491, 528.

Cytotropismus der Furchungszellen II 988 u. f., 993.

Darmrohr, Selbstschluss desselben im Embryo II 251.

Dauerfähigkeit des Organismus statt Zweckmässigkeit I 145, 154, 392, 449, II 223; Entstehung derselben I 103, 541, II 223; Bedingungen I 393; Steigerung I 157, **247**, 274.

Dauerprocesse I 395 u. f.

Decubitus, acuter, Ursache 1 296.

Defecte am Embryo als Beweise der Selbstdifferenzirung des Uebrigen II 204; Entstehung localer D. am Embryo nach localem D. am Ei II 153, 161 u. f., 179 u. f.; 180, 516, 525, 528, D. wirkt fast wie Befruchtung II 842, 800, siehe auch Regeneration, Postgeneration.

Deformation, passive des Eies: Entwickelung dabei II 189, 204, 246, 442, 445 A., 527 A., 661, 838, 885—887, 891, 901, 926, 1014; Localisationsursache der ersten Einstülpung dabei II 342 A., Richtung der Medianebene zur ersten Furche dabei II 921 u. f., 960—967; D. der Furchungszellen, ihre Wirkung auf die Theilungsrichtung II 118, **302**, 973, 984; D. des Embryo II 245 u. f., 926.

Deformität des Knochens, Definition Jul. Wolffs I 731.

Degeneration nach Nervendurchschneidung I 286; an Muskeln I 284; an Drüsen I 286; des Rückenmarkes I 288.

Delphin, Schwanzflosse: ihre Stuctur I 466—491; deren Bedeutung I 493—536; deren Entstehung 537—568; Rückenflosse I 562; subcutaner Fettkörper I 563; Knochen: Biegungsconstruction der Vorderarmknochen I 727; Spongiosa der Knochen: Maschenweite derselben I 708, 709, 728.

Demarcation operirter und nicht operirter erster Blastomeren des Froscheies II 467.

Dermoidcystome, als Beweis von Selbstdifferenzirung II 206. 427.

Dexterität, Unabhängigkeit von der Lage und Weite der Blutgefässe I 320.

Diaphyse, Entstehungsursache II 228, I 810 u. f.

Differentiatio sui perfecta et imperfecta II 15, 907; **ex alio** II 907; **mixta** II 20.

Differenzirung, Definition II 906; D. beruht auf Wechselwirkung II 14, **883**, 979; specifische Natur der D. nach Qualität, Ort, Zeit und Grösse der Veränderung II 907; qualitative D. durch Theilauslese I **246**, **253**, 275; durch Anpassung an Reize I 283; formale D. zum Theil bedingt durch active Nahrungswahl I 315; Unabhängigkeit der D. von der Zahl der Zelltheilungen II 317; D. „begrenzter“ Gebilde oder Theile: a) Selbstdifferenzirung, siehe diese und Evolution; b) abhängige D. II 111 A., 205 u. f. 511, 907; bei der Postgeneration II 491—510; passive D. II 16, 208, 235; c) gemischte D. II 20, 908, siehe auch: abhängige Differenzirung und Epigenesis; D. des Embryo I 332, Ursachen derselben I 333; D. des Erwachsenen I 333; Ursachen I 333; siehe auch Correlation, Umdifferenzirung, Entwickelung.

Differenzirungsflächen der Epithelien II 800; Differenzirungsfolge bei der Postgeneration II 490—495; Ablenkung der Differenzirungsrichtung durch Hindernisse II 495—499.

Differenzirungshauptgebilde II 910.

Differenzirungsnebengebilde II 910.

Differenzirungsurzellen II 515.

Dimensionale Activitätshypertrophie I 128, 166, 627—639.

Dimensionale Structur der Bindegewebsfaser I 187.

Dissimilation I 208.

Doppelbildungen, Entstehungsmöglichkeiten II 20; Anlagezeit II 20, 121; Gesetz der doppelten Symmetrie ihrer Anlage II 122, 333; unvollkommene D., als Beweis von Selbstdifferenzirung II 860, 892, 334; Entstehungsweise der D. II 332; Entstehung durch Postgeneration nach Asyntaxia medullaris II 516; D. durch die Anordnung des Dotters II 932 u. f.; hervorgebracht durch Umkehrung der Eier II 932 u. f.; unvollkommene D. II 938; durch unvollkommene abnorme Entfernung der Blastomeren von einander II **794—795**.

Dorsal des Embryo am Ei II 534, siehe auch ventral; Bestimmung desselben am Ei II 112 u. f., 347, 349, 408; durch die Seite des höher stehenden weissen Dotters II 113, 341.

Dorsalplatte II 348.

Dotter des Froscheies, Arten desselben II 374; Nachweis des ungleichen spec. Gewichtes von Nahrungs- und Bildungsdotter II 113, 120, 260—262; Aenderung durch die Befruchtung II 291; Anordnung des D. durch die Befruchtung II 355, 365; unvollkommene Rotationsanordnung beim Froschei II 382; Entstehungszeit der Anordnung desselben, welche die „Richtung“ der Medianebene bestimmt II **295**, 852; die „Anordnung“ bestimmt die „Lage“ von cephal und caudal II **409**, 416; sonstige Wirkung II 327, 336, 890 A.; Erhaltung seiner Anordnung vor der Befruchtung entgegen der Schwerkraft II 297, 375; Selbsterhaltung seiner Gestalt II 175, passives Vordrängen u. Abschnüren II 175; nachträgliche Umordnung symmetrisch zur ersten Theilungsrichtung II 327, 340, 402, 928; Theilung des D.'s II 388; Bedeutung der „Gestalt“ des D.'s für die Furchung II 302 u. f., 922 A., 924 A.; Folgen der Störung der Anordnung des D.'s II 180; Wirkung der halbkugeligen Gestalt derselben für die Bildung der seitlichen Körperhälften II 451; Einfluss der Dotteranordnung auf die Entstehung von Halb- und Doppelbildungen II 932 u. f., 1009—1011, 1017; seine idioplastische Bedeutung II **315**, **513** u. f., 999; ihre Beschränkung II 1015 u. f.; gestaltende Wechselwirkung zwischen Dotter und Kern II 317, 327 u. f., 336 u. f., 340, 400 u. f., 407, 916, 927—939, 1009 u. f., 1018.

Dotterkreislauf, Richtungsverhältnisse seiner Blutgefässverzweigungen I 19, 68; selbstständige Anlage desselben I 83.

Dotterkörner, ihre Grösse und Ordnung im Froschei II 374.

Dotterreichthum als Ursache der Hemmung der Postgeneration II 798, 809, **810**.

Dottertheilungsfläche 388; Ursache ihres Zusammenfallens mit der Kerntheilungsfläche II 389.

Dotterzellen, ihre functionelle Bedeutung II 181 u. f.; sie sind noch keine Entoblastzellen II 782 A., 965.

Dreiviertelgebilde II 174, 446.

Druck, Definit. I 678; Druckfestigkeits-Construction I 679; Umsetzung des D. in Zug I 550, 180; Beanspruchung der Druckaufnahmestelle I 685; D. von Knorpel auf Knochen I 708, 735, 762; vom Periost aus I 735, 762; D. sowie Wechsel von D. und Zug (ohne Abscheerung) als functioneller und zugleich als Entstehungsreiz des Knochengewebes II 227; D. der Zellen auf einander, Zeichen desselben II 494; D. der Organe aufeinander, Gestaltung I 268; chemisch hemmende Wirkung des D. I 257.

Druckfasern des Bindegewebes I 513.

Druckfestigkeit der Zellen, ihre Bedeutung im Kampfe der Zellen I 257—258, 432.

Drüsen, functionelle Anpassung I 169, 176, 814; Ursache ihrer Gestalt I 355, 365, 814; Atrophie nach Nervendurchschneidung I 286; functionelle Reizung durch Bestandtheile des Blutes

I 298, 321 u. f., 342; functionelle Reizung durch Nerven I 286.

Ductus: Arantii, Ursache des Verschlusses I 327 A.; Botalli, Ursache des Verschlusses I 327 A.

Dynamische Structur I 736, siehe auch Structur.

Echinodermen, Entwickelung isolirter Blastomeren II 790, 878.

Ectoblast des Froschembryo, normaler Bau II 488; Postgeneration II 485; Unabhängigkeit vom Mesoblast II 504; vom Entoblast II 505.

Ei, unbefruchtetes, Erhaltung seiner inneren Anordnung II 297, 376; Einstellung II 259, 261; befruchtetes Ei, seine Selbstdifferenzirung I 333 A., siehe diese; spiralige Strömungen in ihm II 321; **actuelles Ei** II 832; morphologische electrische Polarisation des Eies II 545 u. f.; Ei, deformirtes: Entwickelung des während der Furchung deformirten II 661, 885—887, 901; Entwickelung des nach der Furchung deformirten II 891; siehe auch Deformation.

Eiaxe, ihre senkrechte Einstellung bei Rana fusca II 257 u. f., 291 u. f.; ihre Schiefstellung bei Rana esculenta II 113, 258, 335; Geschwindigkeit der Einstellung vor und nach der Befruchtung II 261, 291; Mechanismus der Einstellung II 295 u. f; **actuelle Eiaxe** II 849; ihre Lage bei Entstehung von Doppelbildungen II 937.

Eihälfte, ihre isolirte Entwickelung II 428 u. f.

Eikern, seine Lage im Froschei II 378; Exaxialität, Excentricität desselben II 379; seine Bewegung bei der Copulation II 380.

Eimaterial, Entbehrlichkeit eines Theiles II 179.

Einfachheit, grössere, locale, bei den höheren Organismen II 815; E. von Erklärungen ist kein Beweis von Richtigkeit II 30.

Einheitlichkeit der Theile des Organismus, Vermittelung derselben II 39 u. f., 806, 816.

Einseitigkeit, ihre Züchtung durch Theilauslese I 245.

Einstellung der Eiaxe, siehe letztere.

Einstülpung bei der Gastrulation des Frosches II 525, 530.

Einviertelbildungen II 446.

Einwirkungen, äussere, differenzirende Wirkungen derselben auf das Ei II 422; störende Wirkungen II 423.

„Einziger Fall“, Bedeutung eines solchen für die „Möglichkeit“, z. B. bei Halbbildungen II 856.

Eirinde des Froscheies, Beschaffenheit II 156, 364; rasche Anpassungsfähigkeit an neue passive Formen II 246; Unabhängigkeit der Entwickelung von ihrem Dotter II 848.

Eitheil-Bildungen II 793.

Elasticität der Gastrulaschichten II 190.

Electricität, Einfluss auf die Zelltheilungsrichtung II 319; ihre Nichtbetheiligung an der embryonalen Formbildung II 149; trophische Wirkung derselben I 244.

Elementarorgane, letzte II 84; **Autokineonten** II 84; **Isoplassonten** II 84.

Elementarorganismen, letzte II 83; s. **Automerizonten** II 84; **Idioplassonten** II 85.

Elimination abnormer Zellkerne etc. durch epithelialen Zusammenschluss der Umgebung mit glattem Abgrenzungscontour II 478, 497; E. lebenden Materiales bei der Regeneration II 845 u. f.; E. von Dotter der operirten Eihälfte II 783; siehe auch Ausmerzung, Theilauslese, Kampf der Theile.

Ellipsoidgelenk, Ursache I 376.

Embryo, inneres Gleichgewicht seiner Theile II 245; Anpassung an deformirende Einwirkungen II 245 u. f.; Elasticität II 245—250; Operationen am E. II 196; reeller und **virtueller Embryo** II 349; Lage zum Ei II 349; variable Lage zur Furchungsaxe bei Zwangslage II 349; siehe letztere

Lage zur Axe des unbefruchteten Eies II 349; siehe auch Medianebene, caudal, cephal; morphologische electrische Polarisation der Embryonen II 563, 597, 634, 642, 646.

Embryonal, Definition I 203, 207.

Embryonale Gebilde, ihre morphologische Polarisirbarkeit 741, 752, 655.

Embryonales Leben, Periode desselben jeden Organes, siehe Lebensperioden.

Energien der normalen s. typischen Entwickelung; ihre Activirung II 830; der atypischen s. regulatorischen Entwickelung; Activirung derselben durch eine „Störung“ II 830; functionelle II 282.

En face Minimum der Gefässe I 37 u. f.

Entoblast, seine feste Lage zum Nahrungsdotter II 851, 285; Postgeneration II 504; Unabhängigkeit vom Ectoblast II 505; Dotterzellen sind noch keine Entoblastzellen II 782 A., 965.

Entstehung, succesive, des ersten Lebens I 409—416, II 85.

Entwickelung, organische, ihr Wesen II 4, I 224, 332; sie beruht auf Wechselwirkung (Correlation) II 14, 822; a) individuelle Arten derselben; a) Epigenesis II 5 (siehe diese und Selbstdifferenzirung); b) Evolution II 5 (siehe diese und abhängige Differenzirung, Correlationen); c) Combination beider II 20, 202—253, I 331—382; d) Metamorphose von Mannigfaltigkeit II 8; Zeit des Beginnes der individuellen E. II 863, 869; Periode der selbstständigen oder organbildenden E. II 281, 909, I 348; der functionellen E. II 281, 909, I 348; structurelle E. I 214 A.; chemische E. I 214 A.; E. durch Bethätigung ungleicher Qualitäten II 341, 306. Sie ist im Hauptsächlichen Selbstdifferenzirung „des Eies“ I 422, II 276 (siehe Selbstdifferenzirung); **typische**, (s. **normale, directe**) und **atypische** s. **regulatorische** s. regenerative E. II 94, 450, 520, 811 u. f., 843, 981; Gemeinsames beider II 915; Unterschied beider II 840; Verwechslung beider II 885, 971, 1007, 1011, 1029; typische E. kommt nicht ganz rein vor II 981; festere Mechanisirung derselben II 815; Verzögerung der E. nach Operationen am Ei II 159; vorzeitiger Stillstand II 159; Vorzug der Frösche zum Studium der typischen E. II 918; Fehlen der E. bei niederen Organismen II 13, 35; 2. phyletische E. siehe Stammesgeschichte.

Entwickelungsenergien, besondere II 188, 282.

Entwickelungsfunctionen I 409 A.; II 979.

Entwickelungsmechanik, Definition II 4, 27—29; Aufgaben II 14, 28, 74, 86; Nutzen II 47 u. f., 52, 60 u. f., 69, I 441, 443; Methode I 213, II 13, 22, 30, 35—37; Ermittelung einfacher und complexer Componenten II 82; Unsicherheit causaler Folgerungen aus Beobachtungen des „normalen“ Geschehens II 30, 75; ontogenetische und phylogenetische E. II 60, 73; vergleichende I 441; Erklärung des „biogenetischen“ Grundgesetzes I 443—447.

Epibolia bilateralis der Gastrulation II 529 u. f., 183.

Epidermis, functionelle Anpassung I 169.

Epigenesis II 5, 9, 20, 74, 148, 186, 287, 451 A., 959, 1023, I 101, 201 u. f., 207, 214 A., 224, 332, 385, 422 A.; unrichtige E. II 858, 864—868; Combination mit Evolution II 20, 456 A., 202—257; I 331—382; siehe auch abhängige Differenzirung, Correlationen; Einschränkung der E. durch die indirecte Kerntheilung II 863; E. bei der Furchung II 451 Anm.; specieller Antheil der E. an der Bildung der Delphinschwanzflosse I 567.

Epiphysen, Entstehungsursache II 228; I 811; Ursache der Grösse und Localisation II 228, I 8; der Gestalt I 720 A.; Ursache ihrer anderen Structur als der Diaphyse I 719.

Epithelialgewebe, ihre ontogenetischen Entstehungsursachen I 333 u. f.; Entstehung durch äussere Einwirkung II 422; durch Selbstdifferenzirung, siehe diese; differenzirende Wirkung blos der „Seitenflächen", nicht der Oberfläche und der basalen Fläche II 785, 800; Abscheidung von Kittsubstanz erst beim Absterben II 600.

Epithelzellen, Bestreben sich dicht zusammenzuschliessen II 453; bei embryonalem Defect II 440; am freien Rande des Stratum II 482.

Erblichkeit functioneller Anpassungen? I 189 u. f., 199 Anm.; 207, 214 Anm.

Erdmagnetismus, Nichtnöthigsein desselben zur Entwickelung des Eies II 274.

Ererbt, Definition I 203, 207.

Erhaltung unthätiger Theile I 346, 348, 721 A.

Erhaltungsäquivalent zwischen Substratmenge und Reizgrösse I 554.

Erhaltungscoefficient des Bindegewebes I 559, 806.

Erhaltungscorrelationen II 72.

Erhaltungsfunctionen I 409 A., II 980.

Erhaltungsmechanik der Organismen II 29.

Erklärung, mechanische, der functionellen Anpassung I 377, Anm.

Erklärungsarten der Organismen II 58.

Erlernung von Bewegungen: Wichtigkeit „controllirender Ausführungsgefühle" I 565.

Ernährung ist activ, nicht passiv I 307 u. f., 311, 805.

Erregung I 391; siehe auch Auslösung.

Erschütterung, Entwickelung fördernde Wirkung derselben I 243.

Erworbene Bildungen I 200; siehe auch Vererbung.

Evolution, II 5, 9, 20, I 201 u. f., 207, 332, 582; II 283 u. f. 288, 959, 1023; siehe auch Selbstdifferenzirung; Combination mit Epigenesis II 20, 456 A.; 202—253; I 331—382.

Excretion, ihre Züchtung I 259.

Exostosen, ihre Erhaltungsursachen 346, 760; functionelle Structur I 762.

Experiment, analytisches, Bedeutung für die Entwickelungsmechanik II 32; combinirte Experimente II 89, 1015.

Explicite vorhandene Theile im Froschei II 401.

Explicites Material auf der Blastulastufe bei höheren und niederen Vertebraten typisch verschieden II 538.

Extracellulate, electrische, an der Gastrula II 615.

Extraovat, Entwickelung desselben II 155, 162, 539 u. 540; Furchung II 516; electrische Polarisation II 619.

Fadenpilz ähnliche Gestaltungen aus Furchungszellen II 994; F. in Knochen I 792.

Faltungen sind keine „einfachen" Vorgänge II 37.

Fascien, functionelle Structur I 180; Entstehung derselben I 282, 359; F. palmaris und plantaris; siehe Aponeurosis.

Femur, individuelle Verschiedenheit seiner Structur je nach dem Gebrauch I 677; Ausbildung zweckmässiger Structur in neuen Verhältnissen I 662—713; functionelle Vielseitigkeit seiner Structur I 727—729.

Fernwirkung zwischen Samen und Ei II 293; zwischen Kern und Dotter? II 341; differenzirende F.? II 187, 189.

Festigkeitsconstructionen, allgemeine Gesetze derselben I 509; Arten derselben I 678 u. f.

Fettaufspeicherung nach Inanition, bedingt durch innere Umzüchtung des Organismus zur Sparmaschine I 236 A.

Fettkörper, subcutaner, des Delphin, Structur I 563.

Fibroblasten, reactive gestaltliche Leistungen I 550.

Fibula, functionelle Structur und Gestalt in neuen Verhältnissen I 165.

Fieber, chronisches, innere Umzüchtung des Organismus dabei I 236 A.

Fiederung der Muskeln; Entstehung durch Selbstregulation I 269, 174; 596, 621, 813; Anordnung der Sehnen I 586.

Fläche, neutrale, d. Biegungsconstruction I 512.

Flamme, Vergleich mit den Organismen I 396; Kampf derselben II 218.

Flossenflügel des Delphin I 467, 470.

Flüssigkeitsstoss, Antheil desselben an der Gestaltung der Gefässe I 80 u. f.

Flüssigkeitsstrahl, Gestalt des frei ausspringenden I 48.

Form eines Systems II 233; Bedeutung der F. für das Leben des Embryo II 187 u. f.

Formales Leben, s. Leben, gestaltliches.

Formcharactere, zweiter, dritter Ordnung II 83; ihre causale Bedeutung II 93; grössere Constanz derselben als der Art ihrer Herstellung II 93.

Fortsetzung des Stammes, der Arterien I 11; Richtung I 11 u. f.; Ursachen I 80—98 u. f.

Framboisia embryonalis finalis, minor II 151, 198; **major** II 152, 198; nach Operationen II 475; electrische Erzeugung II 564, 567 (vergl. 599); Reaction auf den electrischen Strom bei Fr. minor II 621; F. minor **interna** II 151, 172 u. f., 887; major II 152, 198 u. f.

Froschei, Abplattung nach der Befruchtung II 377; schwere Auslösung der Ganzbildung aus Eiteilen II 1010, 1012; electrisches Leitungsvermögen II 601.

Function der Organe. 1. Erhaltungsfunctionen: a) Selbsterhaltungsfunction des Organes II 213, 979 u. f.; b) „specifische Function" (zur Erhaltung des Ganzen) II 213, 216, I 397 u. f.; automatische und reflectorische I 398. 2. Entwickelungsfunctionen I 409 A., II 213, 979 u. f.; Verschiedenheit der F. in den verschiedenen Dimensionen der Organe I 171; trophische Wirkung der „Erhaltungsfunctionen" I 437, 760; gestaltende Wirkungen s. functionelle Anpassung.

Functionelle Anpassung, Definition I **157** A., **462**, II 115, 149; Allgemeines I 546 u. f., 757—768, 804, II 211—216; ihre Leistungen I 122 u. f., 164—187; a) **rein functionelle** oder vorübergehende (siehe Selbstregulation, functionelle) I 321, 316 Anm., 377 Anm., 406; b) **morphologische** I 321, 316 Anm. 377 Anm., 406; quantitative I 173, 757; qualitative I 166, 758; mechanisch vermittelte II 214; trophisch vermittelte I 278—382, II 215 (siehe auch Wirkungsweisen, gestaltende); Princip der Selbstlöhnung II 215; Einwendungen I 386, 719 Anm.; morphologisches Gesetz der F. A. I 166 und 173; physiologisches Gesetz derselben I 175 u. f.; unerlässliche Vorbedingung ihrer umgestaltenden Wirkung I 703; Wirkung auf die Structur der Organe I 178; Besonderes ihrer Leistungen gegenüber der Zuchtwahl I 198; Beginn ihrer Wirkung im Embryo I 201; Wirkung auf die höchste Ausbildung des Zweckmässigen I 382; empirischer Wirkungsumfang I 384 u. f., an der typischen Ontogenese I 385; Ausbildung ihrer phylogenet. Producte durch „Selbstdifferenzirung" in der Ontogenese II 231; nachtheilige Wirkung der F. A. I 352; F. A. der Knochen I 606, 644—718, 739, 741, 753, 811 (siehe auch Knochen, functionelle Structur); bindegewebiger Organe I 385, 464, 537—568, 808; der Muskeln I 576 bis 658, 813, siehe auch Drüsen, Niere, Netzhaut, Nerven etc., siehe auch Anpassung, Correlationen.

Functionelle Correlationen s. functionelle Anpassung, Correlationen.

Functionelle Gestalt I 690, **700** u. f., **736** u. f., 763, 361, 436, II 213, 221, siehe auch I 83, 100, 353, 361, 435, 561; F. G. der Zellen der Gastrula II 213. a) statische F. G. I 736 A., b) dynamische I 736, 761, 766; der Knochen I 363, 690, 436, 701, 716, 721 A., 753, 761 u. f.; Abweichung von ihr II 737; der Bänder I 361; der Delphinflosse, Entstehung I 560 u. f.;

Functionelle Hypertrophie s. Activitäts-Hypertrophie I 172.

Functionelle Linien I 463.

Functionelle Orthopädie II 160, I 766.

Functionelle Reize, trophische Wirkung derselben I 278—330; gestaltende Wirkung I **281** u. f.

Functionelle Selbstgestaltung des sogen. Zweckmässigen, Princip I 363; nöthige Zeit I 371, s. auch Gestaltung.

Functionelle Structur, Definition I **462**, 357; a) statische der Knochen etc. I 357, 378, 436, 462, 678, 682, 690, 701, 716, 721 Anm., **736**, 753, 761—764; ihre Entstehung in neuen Verhältnissen I 547, 662—713, 716; Ursache ihrer Entstehung im Knochen I **356** u. f., 281, 434, 753, II **221**, 806 u. f.; im Bindegewebe I 349, 546—552, siehe auch Zerfällung; Beschränkung der F. S. I 716 u. f., 721 Anm., 765; b) dynamische I 168, 368, 736, 807; ihre Abhängigkeit von der „Gestalt" des Ganzen I 378; ihre Rückwirkung auf die Gestalt I 561, 573; sie ist feiner als die Capillarmaschen I 312, 327, II 216; Vorkommen im Sirenenknochen I 738; in bindegewebigen Organen bei wechselnder Zugrichtung I 360.

Functionelle Transplantation I 404.

Functionirung der Organe, ihr Beginn im Embryo II 213.

Furchung des Eies, ihre functionelle Bedeutung II 331, 450 u. f.; innere Sonderung vor der äusseren II 365; die F. der höheren Vertebraten leistet Arbeit der Gastrulation der niederen Vertebraten II 536; normale F. ist Selbstdifferenzirung des Eies II 881 u. f., 892; erste F., Beziehung zwischen ihrer Richtung und der Anordnung des Dotters II 327; Beziehung ihrer Richtung zu den Hauptrichtungen des Embryo II 110, 163, 186, siehe Medianebene und Hauptrichtungen; Ursache der meroblastischen F. II 31, 32, 476; Anachronismen der F. II 117 u. f., 164, 329; F. bei Deformation des Eies II 302—305, 921, siehe auch Deformation; Bestimmung der Medianebene dabei II 382, 923; Fehlerquellen 923 u. f.; Pressung bewirkt keine Doppelbildung II 937; F. bei Doppelbildung II 334; abnorme F., Auslösung des Reserveidioplasson durch dieselbe II 896; Entwickelung dabei II 911 u. f.; angebliche F. unbefruchteter Eier durch Einlegung in Sublimat II 432.

Furchungsaxe, variable Lage zum Embryo II 349.

Furchungskern, Bestimmung seiner ersten Theilungsrichtung II 384.

Furchungsschema für Rana esculenta II 112, 324; Abweichungen davon II 325, siehe auch Zwangslage.

Furchungszellen, ihr Rundungsbestreben II 156, 423; isolirte F., ihre Entwickelung II 428 u. f., 876—893, 1008, 1028; entwickelungsmechanisches Vermögen II 766—814, siehe auch Selbstdifferenzirung, Halbbildungen, Theilbildungen. Unvollkommene Sonderung der F. im Froschei II 156, 460; **actuelle Ungleichheit** u. **potentielle Gleichheit** II 831; Totipotenz II 839; angebliche „actuelle" Gleichheit II 835, 865 u. f., 1005. Ursache ihrer Umwandlung zu Epithelien II 422; Pseudopodien II 992 u. f.; Amoeboidwerden II 994; Selbstordnung der F. II 987—995; Näherung gegen einander, **Cytotropismus** II 988—993; Chemotropismus II 995; fadenpilzähnliche Anordnung II 994; nachträgliche Verschiebung II 111, 769, 911; ihre Entwickelung danach II 911; Abhängigkeit ihrer Theilungsrichtung von der „Gestalt" der Zelle II **303**; Verhalten der F. sogleich nach dem Anstechen II 156, 158 u. f.; Zersetzungsvorgänge II 461; Vacuolisation II 462; Kernvermehrung II 464; Reorganisation, Modus I: II 468; **Nucleisation** II 469, 480; nachträgliche Cellulation II 475; Reorganisation, Modus II: II 479; Modus III: II 481. F. als Geschwulstkeime I 302, II 495, s. Geschwulstkeime. Die „Berührungsfläche" der F. als solche hat keinen Einfluss auf die Theilungsrichtung

II 928; differenzirende Beeinflussung sich berührender F. II 935.
Für-Sich-Sein der Lebewesen I 389, II 218.

Gallenblase, ihre morphologische electrische Polarisation II 572, 606, 632, 634, 647.
Gallerthülle des Froscheies, ihre Quellung II 100; ihre chemischen Wirkungen II 165; theilweiser Parallelismus ihrer Ausweitung mit der Entwickelung des Embryo II 100 A.
Gallus domesticus, electrische Polarisation der Embryonen II 636.
Ganglienzellen, Ursache ihrer Gestalt I 365 u. f.
Ganzbildungen, Definition II 884; G. aus halben Eiern, secundäre II 796. primäre siehe Furchungszellen, isolirte; angebliche O. Hertwig's II 949 u. f.; G. infolge runden Dotters II 1002, 1009.
Ganzes, actuelles II 831; **potentielles** II 831.
Gastrula, Operationen II 186; Elasticität II 190; morphologische electrische Polarisation II 623.
Gastrulation des Froscheies II 88 u. f.; nächste Ursache II 342; Ort des Beginnes II 342; Gestaltung beim Beginn derselben II 343 A.; angebliche Wirkung des Luftdruckes II 342; Vorgang II 182—185, 493; G. ist Mosaikarbeit II 455; durch bilaterale Epibolia II 183, 436, 529 u. f.; der Elasmobranchier II 535; der Amnioten II 535; der Säuger II 535; ihr theilweiser Ersatz durch die Furchung bei den höheren Vertebraten II 536; unvollkommene G. der Achtelei-Blastomeren II 782; Asymmetrische G. II 964; abnorme Schlussstelle II 529; Fehlen der G. bei der Postgeneration der seitlichen Hemiembryonen II 519; siehe auch Urmund.
Gebärmutter, Ursache ihrer complicirten Faserung beim Menschen I 369.
Gebrauch und Nichtgebrauch, Wirkung desselben s. Anpassung functionelle.
Gedächtniss, mechanisches I 389.
Gefässe, functionelle Structur I 183; directe Anpassung ihrer functionell gestalteten Lichtung I 186; siehe auch Blutgefässe.
Gefässverlaufswinkel I 94.
Gegenabscheerung an den Epiphysen II 228.
Gehirn, Ursache seiner Gestalt I 355; electrische Polarisation II 634, 636 u. f.; innere Anpassung I 367.
Gekrösarterien I 25, 87.
Gelenke, Entstehung durch Selbstdifferenzirung I 385; Ursachen I 734 Anm., 812, II 231; ihre Anpassung an die Variation der Muskeln I 353, 376; Gelenkpfanne, Ort ihrer Entstehung I 354. Ursache der Gelenkformationen I 354, II 231.
Gelenkvariation, Wirkung auf die Muskeln I 354, 376.
Gemischte Differenzirung, siehe Differenzirung.
Generalpolarisation, morphologisch-electrische, getheilter Eier II 595, 612, 759.
Generatio spontanea durch „successive" Züchtung I 409—416.
Gepresste Eier, siehe Deformation.
Geschlechtsbestimmung durch äussere Einwirkung I 454.
Geschlechtsorgane, zweierlei Bildungsursachen I 378.
Geschlechtszellen, Theilung ihres Idioplasson II 861.
Geschwülste, künstliche Production II 196, 201; Ursache des seltenen Vorkommens an Nerven und Muskeln, des häufigen Vorkommens bei Bindesubstanzen I 206, Entstehung nach Operationen am Ei II 171, 176, 453 u. f., 472, 474, 476; Ursache des häufigen Vorkommens im Alter I 653.
Geschwulstkeime, Furchungszellen in differenzirten Organen I 302, II 495; Erhaltungsfähigkeit I 374; Verhalten gegen den electrischen Strom II 751.
Gesetze, specielle, organischer Gestaltungen I 802—816, II 1025—1031.
Gestalt, functionelle, statische, dynamische: siehe **functionelle Gestalt.**

Gestalt der Individuen, ihre angebliche Bedeutung für die Differenzirung II 890, 893; G. des Organes: bedingt durch die Nachbarn I 378; ihre Rückwirkung auf die Structur I 573; G. der Zelle, ihr Einfluss auf die Theilungsrichtung II 302, 973, siehe Deformation des Eies.

Gestaltende Kräfte II 503, siehe auch Ursachen; Sitz derselben II 772, 776; Selbstdifferenzirung.

Gestaltende Wirkungen qualitativer Aenderungen I 379.

Gestaltende Wirkungsweisen I 802 bis 816, II 1025--1031; der Gewebe I 96 u. f.; beständige sive homogene II 82, 187, 1018; gestaltliche W. 904 A.; siehe auch Wirkungen.

Gestaltliches Leben der Theile II 44 187, 192, 905, 926, 1002; siehe auch Leben.

Gestaltung, organische, direct aus chemischen Processen I 208 A., 214 A.; aus dem Stoffwechsel unterliegenden Processen I 412; aus Reactions-Qualitäten I 261; durch Druck der Organe I 220, 268; Bestimmung der specifischen Gestaltung durch die specifisch fungirenden Theile I 83; functionelle Selbstgestaltung des Zweckmässigen I 178, 350—382; mehrfache Bestimmung derselben Gestaltung I 507, 530.

Gestaltungscorrelationen siehe Correlationen.

Gestaltungsfunctionen I 409 A., siehe Function.

Gestaltungsgesetze, nöthige Unbestimmtheit derselben I 225.

Gestaltungsprincipien siehe Gestaltung.

Gestaltungsreize siehe Reize.

Gewebe, ontogenetische Entstehungsursachen I 332, phylogenetische Entstehung I 332 u. f.; Stabilität ihrer Reactionen II 45; epitheliale G., Selbstdifferenzirung derselben I 333; Bindesubstanzen, zum Theil abhängige Differenzirung derselben I 333, 334, siehe abhängige Differenzirung, Correlationen, Selbstdifferenzirung; Kampf der G. I 261—266.

Gewöhnung an Schädlichkeiten, Gifte etc., durch innere Umzüchtung I **235**, 539, 656, 659, II 223.

Gifte, Gewöhnung an sie durch Theilauslese, siehe Gewöhnung.

Gleichgewicht, vitales, zwischen den Geweben, Züchtung desselben I 261; Störung desselben I 262; labiles G. im Organischen I 336; inneres G. der Theile des Embryo II 245 und 246; G. zwischen benachbarten Zellen, Zeichen desselben II 494; G. zwischen Function und sie vollziehendem Substrat nach Grösse und Structur I 252, 266, 269, 113, 553, **562**, **636**, II 222, siehe Aequivalente.

Gleichheit organischer Producte bei Wechsel ihrer Herstellung; Constanz des Aussehens bei verschiedener unsichtbarer Structur II 1005; s. Metastructur.

Gleichstrom, polarisirende Wirkung auf embryonale Objecte II 542 u. f.; Wirkung auf die Richtung der Befruchtung und ersten Eitheilung II 571.

Gleitbewegung der Furchungszellen II 991.

Glycerin bewirkt Framboisia embryonalis II 152.

Granula der Zellen, ihre Bedeutung II 85.

Granulationsgeschwülste, trophische Reizwirkung als Ursache I 303.

Grösse der Organe, Selbstgestaltung der **functionellen** G. I 252, 266, 269, 280, 553, 636; der Knochen, ihre Ursache I 680 A.; der Zellen, bedingt durch den Kampf der Theile um den Raum I 234; um die Nahrung I 235; durch die raschere Assimilation I 232.

Grundgesetz, biogenetisches, entwickelungsmechanische Begründung I 443—447.

Gymnastik siehe Uebung, functionelle Anpassung; G. des weiblichen Beckenbodens I 362 A.

Gynäkologie, Wichtigkeit der functionellen Anpassung für dieselbe I 362 A.

Halbbildungen II 792, 810; bei Fröschen II 428—458; bei Ascidien II 788; Echino-

dermen II 790; Ctenophoren II 808; Unterschiede von einander II 795; Methode der Hervorbringung beim Frosch II 429. 941—959; ihre Bildung 434; Zurückweisung von Einwendungen gegen sie II 803—805, 856, 948—951, 964; typische Umordnung des Eimateriales bei der Bildung II 876; H. ist durch die Anordnung des Dotters bedingt II 932—939, 1009; Erklärung der H. II 1007; Ursache der Auslösung im Dotter II 1008; Ursache der Bildung im Kern II 1008, 1029; H. aus „halben" Eiern ist das „Normale" II 894, 1007, 1011; Bedeutung ihrer Abnormitäten II 454, siehe auch Hemiembryonen, Semigastrula, Semiblastula, Semimorula.

Halbei-Bildungen II 792.

Halbei-Ganzbildungen, Definition II 884, 793; des Frosches II 796; der Echinodermen II 794; angebliche O. Hertwig's II 949 u. f., 895 A.

Halbgebilde II 792, siehe Halbbildungen.

Halbirung, qualitative II 129 u. f., 308 u. f., 862; mechanische, durch Emulgirung II 311; Folgen der Störung der qualitativen H. II 450; Nothwendigkeit sondernder Kräfte in den Chromosomen II 862.

Halbseitige Abnormitäten als Folge gestörter qualitativer Halbirung bei der ersten Eitheilung II 451.

Halitherium, functionelle Knochenstructur I 738; zu geringe Inactivitätsatrophie I 738.

Harmonie der Theile, functionelle, bei Variationen einiger Theile, ihre Ursache I 123, 377, 561, II 216.

Hauptbahnen der Blutgefässe, Definition I 19; Bedeutung ihrer Entstehung I 67; Ursache ihrer Lage I 68.

Hauptbewegung der Schwanzflosse des Delphin I 502.

Hauptrichtungen des Embryo vom Frosch: Zeit ihrer Bestimmung im Ei II 97—124, 184, 286—295, 534; ihre Beziehung zu den ersten Furchungsrichtungen beim Frosch II 330; bei verschiedenen Thierstämmen II 768, 853 u. f.; Abweichungen II 330; Bestimmung geschieht durch die Anordnung des Dotters II 413—415, 852; nachträgliche Aenderungen II 185, 398, 923 u. f.; siehe auch Medianebene, caudal, dorsal, Copulationsrichtung.

Haut, abhängiges Wachsthum I 567.

Heilung der Knochenbrüche I 357, 732, 749—753; Ursache der Gewebsdifferenzirung dabei II 227—232, 808 u. f.; H. der Wunden am Embryo: per primam intentionem II 196, 200, 440 A.

Hemiatrophia facialis, Ursache II 451.

Hemicormus s. Hemiembryo.

Hemiembryo lateralis ranae II 174, 186, **437**; Störungen daran II 441; H. anterior II 161, **444**; H. posterior? II 446, 447; Methoden ihrer Erzeugung II 429, 941—959; Selbstentstehung II 953; H. lat. aus einem Extraovat II 540, 798; siehe auch Halbbildungen, Postgeneration.

Hemioholoplasten, Definition II 884; s. Halbei-Ganzbildung.

Hemiooplasten II 792, 796, siehe Halbeigebilde.

Hemiplasten II 810, s. Halbgebilde.

Hemipoesis lateralis, Production derselben II 433.

Hemitheria, II 828.

Hemitherium anterius II 446, 828.

Herz, dynamische Gestalt und Structur I 184, 766; Ursache derselben I 369; functionelle Anpassung I 168; electrische Polarisation bei intraelectrolytärer Durchströmung II 574, 606, 632.

Herzarterien, Verästelung I 25, 87.

Heterogenesis durch „successive" Züchtung I 409—416.

Hoden, Atrophie, nach Nervendurchschneidung I 286; compensatorische Hypertrophie I 321; chemischer Thätigkeitsreiz I 342.

Hohlmuskeln, ihre functionelle Anpassung I 168, 368.

Homogenität, ihre Züchtung durch Theilauslese I **249**, 275; scheinbare H. organischer Gebilde II 142, 1005.
Homologie, Definition und Wesen I 440; Nutzen der vergleichenden Entwickelungsmechanik für die Ermittelung der Homologien I 441, 443.
Hörsubstanzen, ihre Züchtung I 336 bis 341.
Humerus, Torsionsstructur I 762, 765; Ursache des Sulcus intertubercularis II 31.
Hunger als mechanisches Princip der Selbstregulation der Ernährung I 400; seine den Organismus zur „Sparmaschine" umzüchtende Wirkung I 236, 658, II 224.
Hydra fusca, electrische Polarisation, II 583; Regeneration II 841.
Hydrops der Gastrula II 160; der Hals-, der Bauchgegend des Embryo II 160.
Hyperämie, functionelle, I 141; gestaltende Wirkung I 151, 160, 304 bis 329; Unmöglichkeit, die functionelle Anpassung durch sie zu erklären I 305 u. f., 548.
Hypertrophie, compensatorische I 322 u. f.
Hyperthrophie, functionelle I 128.

Identität der Bildungen selbstständiger Wachsthumsgesetze mit den functionellen Linien oder der Wachsthumstrajectorien mit den Spannungstrajectorien I 553, 568; I. von functionellem und Entstehungsreiz mancher Gewebe I 343, II 229.
Idioplasson II 85, I 231 A.; verschiedene Beschaffenheit bei gleichem Aussehen II 1005; Hauptdepot im Kern II 315, 862; actives und inactives II 831, 868; durch die Befruchtung activirtes II 874; richtige Activirung II 865, 869; I. der directen, der indirecten Entwickelung II 915, 307; Activirung jedes derselben II 916; I. in den Blastomeren II 460; richtige qualitative Sonderung des I. II 867.
Iliocostalis, Selbstregulation der Muskel- und Sehnenlänge I 620.
Immunität, Entstehung durch innere Umzüchtung I 147, 235, II 223.
Implantation, „functionelle" und ihre Theorie I 404.
Implantirte Gebilde, Nervenversorgung derselben I 565.
Implicatio, Zurückverwandlung somatogener Eigenschaften aus dem entwickelten in den unentwickelten Zustand I 214 Anm., II 61, 62, 1023.
Implicite vorhandene Theile im Froschei II 401; implicites Material der Blastula ist typisch verschieden bei verschiedenen Wirbelthier-Abtheilungen II 538.
Impulse, irradiirte, trophische Wirkung derselben I 647, 648.
Inactivitätsatrophie, dimensionale I 173; I. der Muskeln I 631; Ursachen I 639; I. nach Durchschneidungen I 295; I. ist nicht durch Blutmangel bedingt I 325—328; I. der Knochen, Folgen ihrer Langsamkeit I 721 A.; Fälle des Ausbleibens der I. I 362 A.
Inanition, Umzüchtung des Organismus zur Sparmaschine dadurch I 236 A.
Indirecte s. atypische Entwickelung II 111, 983; Charakterisirung II 844 u. f., siehe auch Entwickelung; Idioplasson derselben II 307; ihre Activirung durch Defect, „Störung" der Anordnung etc. II 833; siehe auch Correlationen, abhängige Differenzirung.
Individualauslese, siehe Personalauslese.
Individuen giebt es nicht I 404 A.
Infection der Eier II 157.
Infectionsgeschwülste, trophische Reizwirkung als Ursache I 303.
Injection von Farbstoffen in das Ei II 153.
Injectionsmassen zur Corrosion I 2.
Innervation, morphologische, durch Selbstversorgung I 565.
Insertionsstellen der Muskeln, Züchtung günstiger etc. I 353, 654.
Intima der Gefässe, gestaltende Reactionen derselben I 98.
Intraelectrolyt, Definition II 672, 545; Reaction II 541—759; lebender II 545

bis 656, 727—759; nicht lebender II 659—726.

Isoplasson II 84, I 231 A., 389.

Isotropie des Dotters, meridionale des Froscheies II 358, **848** u. f.; Beschränkung derselben II 850 u. f.

Kampf der Theile im Organismus, 1. als zerstörendes Princip I 428; 2. als einfach mechanisch gestaltendes Princip I 429; 3. als züchtendes Princip I 99 u. 100, 216—266, 429, 651—656, II 218 u. 219; Zeitliches desselben I 225; allgemeine Begründung I 216—225, II 218; directer K. I 250, II 219; indirecter II 219; Kampf unter Flammen II 218; Arten und Leistungen I 230—277, spec. 248, 272 u. f., 803; a) K. unter den lebensthätigen Zelltheilen I 231—250, 803; um den Raum I 217, 234, 100, 432; um die Nahrung I 236, 430; b) unter den Zellen I 251—260, 99; c) unter den Geweben I 261—266; d) unter den Organen I 267—271. Wirkung zur höchsten Ausbildung des Zweckmässigen (Dauerfähigen) I 382; direct gestaltende Wirkung I 260; Bedeutung für die Physiologie I 146, für die Pathologie I 147, für die Orthopädie I 148; Fehlen des Kampfes um den Raum: Erhaltung inactiver Theile I 645, 759, siehe auch Theilauslese, abhängige Differenzirung.

Karyokinese, siehe Kerntheilung.

Kegelförmig deformirte Eier II 302, siehe Deformation.

Keimbläschen, sein angeblicher Einfluss auf die Richtung der ersten Eitheilung II 355.

Keimblätter, Anachronismen ihrer Sonderung II 458.

Keimplasma II 73; Beruhen seiner Continuität auf reiner Assimilation I 451; Selbstdifferenzirung desselben I 453; Personaltheil desselben I 453; genereller Theil desselben I 454.

Keimplasson, Definition II 73; Continuität II 61, I 451; **Personalisation** desselben II 62 u. f.

Kern, Mannigfaltigkeit seiner Qualitäten II 141, 309; seine idioplastische Bedeutung I 254, II 143, 300, 306, **315**, **514** u. f., 874, 890 A., 999, 1015; seine ev. Function für den Zellleib II 313; Selbstregulation seiner Functionen I 255; züchtende Theilauslese in ihm I 251, 254; normale Beschaffenheit der Kerne bei der ersten Entwickelung des Froscheies II 462; unabhängige Entwickelung vom Zellleib II 930 u. f.; Wechselwirkung zwischen Kern und Dotter II 317, 327 u. f., 336 u. f., 340 u. f., 400 u. f., 407, 916, 927—939, 1009 u. f., 1018.

Kernbestandtheile, Bedeutung ihrer Anordnung für die Bildung der Körperhälften II 451.

Kernmaterial, eine richtige Vertheilung bei der normalen Ontogenese II 306, 316; Selbstregulation dabei II 316.

Kernnester, in operirten Blastomeren II 465, 478.

Kernschicht des Eies II 374, 377.

Kernspindel, Einstellung derselben durch die Gestalt des Zellleibes II 118, 299, **303** u. f., **336** u. f., 340, 866, 927, 972 bis 975: Einstellung durch die Schwerkraft? II 302, 337; Einstellung in die kürzeste Richtung des Protoplasma II 973; rechtwinkelig zur Copulationsrichtung II 383—388; Vergleich der Einstellungswirkung mit magnetischer Wirkung II 340.

Kerntheilung, indirecte, ihre functionelle Bedeutung II 125—143, spec. **138** 308—316, 337, 860, 862; K. ist angebliche qualitative Halbirung in den Furchungszellen II 1005; Mechanismus, electrische Vermittelung? II 545 u.f.; „Molekulare Theilung" und „Massensonderung" II 140; Theilungsrichtung II 385 u. f.; Sonderungsrichtung, Defin. und ihre Bedeutung II 385 u. f.; Ueberführungsmechanismus II 388; Nothwendigkeit sondernder Kräfte in den Chromosomen II 862. Abnormitäten der K. II 314; Bedeutung für die Ontogenese der Metazoen II 306; Ursache ihrer „Richtung" und Qualität II 927—933, **975**;

Beziehung zwischen Richtung und Qualität der Theilung II 317, 327, 336 u. f., 340, 400 u. f., siehe auch Zelltheilungsrichtung; Pigmentanordnung bei der K. II 473.
Kerntheilungsfläche II 385; Ursache ihres Zusammenfallens mit der Dottertheilungsfläche II 389.
Kernüberwanderung I 472—474.
Kind, ist das Geschwister der Eltern I 456; Ursache der Aehnlichkeit mit den Eltern II 332 A., siehe Vererbung.
Kinderlähmung, spinale I 290.
Kinematik der Entwickelung II 2.
Kinetik der Entwickelung II 3.
Kleinste Fläche, als Zelltheilungsfläche II 303.
Kniescheibe, Function I 700.
Knochen, Substantia spongiosa, statische Elemente und Formationen derselben nebst ihrer functionellen Bedeutung I 703 u. f., 719 A., 729 A.; Entstehung entsprechend neuen statischen Verhältnissen I 712; Substantia compacta, ihre statischen Elementartheile I 711; Function der Knochen I 120, 195, 294, 720, 736, **759—763**; relative Beanspruchung I 680; mögliche Arten der Beanspruchung I 678—682; Druckknochen I 760; Zugknochen I 760; Festigkeit gegen Druckspannung I 280; gegen lebendige Kraft I 281 A.; drei Knochenbildungscoefficienten des Körpers I 281 A., 357; grosse Widerstandsfähigkeit gegen Druck von den „überknorpelten“ Flächen aus I 761; deren gestaltliche Bedeutung I 762; geringe Widerstandsfähigkeit gegen Druck auf das Periost I 761, 763; **functionelle s. statische Structur** und deren Entstehung I 100, 165, 172, 176, 179, 281, 356 u. f., 434—436, 682, 690, 700, 712, 731, 753, 761 u. f., 812, II 221; siehe auch Trajectorien; Abneigungen davon I 721 A., 737, 765, II 232; Unzweckmässigkeit in der Verwendung der statischen Elementartheile I 716—718; siehe auch Substantia spongiosa und compacta; **functionelle Gestalt** II 690, 701, 715, 721 A.; Röhrenknochen I 363, 435, 690, 728, 758 u. f.; functionelle Anpassung s. functionelle Stuctur und Gestalt. Grösse der Knochen I 680; Länge I 758, 749; siehe auch Markhöhle. Activitätshypertrophie, Ort derselben I 758 u. f.; Inactivitätsatrophie I 351, 732, 758 u. f.; interstitieller Schwund? I 749; trophische Wirkung der Function I 731; Erhaltung durch Muskelwirkung I 294; Ursachen der embryonalen und jugendlichen Form I 734, II 48, spätere Form I 731, 205; Ort der stärksten Aenderung der Structur bei Aenderungen der Beanspruchung I 736; Regeneration und Heilung I 732, 749—753; angebliches Streben zur Herstellung der Function I 732; Transplantation I 404 A.; verschiedene Beanspruchung d. K. beim Wasser- und Landleben I 120; Zerstörung d. K. durch Algen und Pilze I 769—802.
Knochenbruch, Heilung und Ausbildung neuer statischer Structur I 357, 732 749—753, II 227—232.
Knochendicke, von der Function unabhängige I 386 A.
Knochenform, Ursachen I 434—436, 753, II 48; Knochenlänge I 758, 749; siehe auch Knochen.
Knochengewebe, abhängige Entstehung I 334, 343; phylogenet. Entstehungsbedingung II 228, 230, 810; ontogenet. Selbstdifferenzirung desselben II 231; unzweckmässige Verwendung des lamellösen K. I 716, 718.
Knochenwachsthum: appositionelles I 357, 758 u. f.; gegen expansives K. I 741 bis 749; Wachsthum infolge von Hyperämie I 295; siehe a. Knochen.
Knorpelgewebe, phylogenet. Entstehungsbedingung II 228 810; ontogenet. Selbstdifferenzirung II 231, 810; Gestaltung aus ihm II 48; Bedeutung für die Beanspruchungsrichtungen des unterliegenden Knochens I 685 A., 708.
Knospung, Art der Entwickelung dabei II 841, 847.
Kochsalzlösung, das Gleiten der Zellen befördernd II 899.

Komplexe Komponenten, II 82.
Kopfwärts, siehe cephal.
Korrelation, korrelative Differenzierung: siehe Correlation.
Kräfte, gestaltende: Sitz derselben in jeder Furchungszelle II 503, 772, 776.
Kraftmaschine, zugleich Arbeitsmaschine (Herz) I 370 A.
Krahnenconstruction, I 727.
Kugelgelenk, Ursache I 376.
Kyphosis, Regulation der Muskellänge dabei: sehnige Metamorphose der Enden der Muskelfasern I 605, 613, 616 u. f.

Lacerta agilis, electrische Polarisation der Eier und Embryonen II 633.
Lähmungen, periphere, trophische Störungen dabei I 296.
Länge, specifische der Muskeln I 284 A.; der Knochen, siehe diese; nachträgliches Kleinerwerden I 749.
Lage der Zellen, Einfluss auf die folgende Differenzirung II 891, 897, 913, s. a. abhängige Differenzirung; Lage des Embryo zum Ei: siehe Hauptrichtungen, Medianebene, cephal, caudel, ventral, dorsal; Variation derselben bei Zwangslage, siehe diese; Beziehung zwischen Lage und Function der Theile des Organismus II 187.
„**Lageeigenschaften**" der Zellen II 1905.
Laichung, Folgen ihrer Verzögerung II 355, 367, 461, 936; Polyspermie II 362, 470; Missbildungen II 159, 429, 438; Halbbildungen II 953; meroplastische urchung II 476; Geschwulstkeime? I 302, II 496 A.; mindert den Cytotropismus II 994.
Lamellae staticae I 704; ihre functionelle Bedeutung I 704.
Latenz: Stadium der latenten Reizung bei Activirung der Regeneration und Postgeneration II 830; ihre Bedeutung für die Erkennung der Specification der Zellen II 831.
Leben, Wesen I 405 u. f., 415, 420, 152, II 69 A., 76 u. f., 141, 217; Besonderheit des L. II 318; seine Grundfunctionen I 406 A., II 76 u. f.; Dauerfähigkeit I 392 u. f.; Möglichkeit der ersten Entstehung durch successive Züchtung der Grundfunctionen I 409—416, II 85; functionelles und selbstständiges L. der Theile I 348, II 281, 905, 909, siehe auch Perioden; **gestaltliches L.** II 44, 187 u. f., 192, 905, 926, 1002; Wirkung der Deformation auf letzteres II 190, siehe auch Deformation; primäres und secundäres Geschehen im Organischen I 83, 214, 506, 561, II 29.
Lebensperioden von Theilen: des selbstständigen Lebens I 348, 804, II 281, 909; abhängigen, speciell functionellen Lebens I 345, 804; II 281, 909.
Lebensstructur, unsichtbare und sichtbare I 406 A., II 1005; Metastructur II 143, 283, 1005, 1024, I 187, 406 A.; siehe Continuität.
Leber, Selbstdifferenzirung ihrer Structur II 207, 909; abhängige Differenzirung ihrer Gestalt I 134, 268, II 909; Ursache ihrer acinösen Gliederung I 134; reactive Production ihrer specifischen Structur I 220; Ursache ihres Fachwerktypus I 370, 813; chemischer Thätigkeitsreiz I 342.
Leberzelle, Ursache ihrer Structur I 134, 219, 813.
Leistung, Definition, Nutzen I 397 u. f.
Lernen ist functionelle Auffassung I 767, 175, 165; siehe letztere.
Licht, gestaltende Wirkung I 242, II 18; Nichtnöthigsein zur Hervorbringung des Typischen der Gestaltungen aus dem Ei II 274.
Ligamenta, siehe Bänder; L. cutanea I 181; siehe Aponeurosis palmaris und plantaris.
Linien, functionelle, I 463.
Linsenförmig deformirte Eier; ihre Theilungsrichtung II 302, 972.
Localisation der Entwickelungsursachen im Ei II 772; siehe Selbstdifferenzirung.
Localisirte Befruchtung, künstliche, Methode II 300, 359—363; ihre Wirkung siehe Copulationsrichtung.
Locomotionsarten der Fische und Delphine I 493.

Longissimus dorsi, Selbstregulation seiner Länge I 619.

Lordosis embryonalis ranae II **160**, 168, 177; Heilung durch functionelle Orthopädie II 160.

Luft, Nothwendigkeit zur Entwickelung II 322; nicht local differenzirende Wirkung II 323.

Luftmangel, Entwickelungsstörungen II 438.

Lutein, Bildung im Embryo aus Berlinerblau II 154.

Lymphdrüse, functionelle Anpassung I 170; compensatorische Hypertrophie I 323.

Magnetische Wirkung zwischen Kern und Dotter? II 340.

Mais, Aenderung des Blüthenstandes bei Aenderung der Nahrung I 379.

Marken, natürliche am Ei, Verschiebung derselben II 99, 115.

Markhöhle der Knochen, Abweichungen von der functionellen Gestalt I 737.

Maschenweite der Spongiosa ossea, Ursache I 710 A., 764.

Massencorrelation, mechanische II 214, 232—252; Definition II 240 u. 253; Vorkommen im Embryo II 240; experimenteller Nachweis II 245; gestörte bei Hemiembryonen II 442; siehe auch Correlation, abhängige Differenzirung.

„Massensonderung" bei der indirecten Kerntheilung II 140.

Materielles System, Definition II 233.

Maus, electrische Polarisation der Embryonen II 646.

Maximum-Minimum-Princip der Construction I 509; ihre allgemeinen Gesetze I 509.

Mechanik, **teleologische**, von Pflüger, I 408, 148 A.; 1019 u. f.

Mechanisirung, feste, der Entwickelung der höheren Organismen II 815.

Medianebene des Embryo, Bestimmung ihrer Richtung II 102, 110, 164, 185, 286—295, 441 A., 768; Abweichungen II 325 u. f.; 340; Bestimmung durch das obere oder untere Stück der ersten Furchungsebene II 912, 969; Bestimmung durch die Copulationsrichtung bei künstlich localisirter Befruchtung II 301, 355—358; bei nicht künstlich localisirter Befruchtung II 357 Anm. 358, Abweichungen davon 357; Bestimmung der Richtung bei Zwangslage der Eier II 328, 398 (Abweichungen 398); bei Pressung der Eier II 912, 923, 960—967 (Abweichungen II 1014); primäre M. II 962, 965; secundäre M. II 961 A.; Methode zur Ermittelung ihrer Beziehung zu den ersten Furchen II 99 u. f.; 967.

Medullarrohr, Selbstschluss II 247, 458; relative Biegsamkeit II 243.

Medullarwülste, Lage zur Eiaxe II 347; Bestimmung dieser Lage II 347; Anlagestelle am Froschei II 456, 529, 534, 1033; Variationen der Anlage II 193; Selbstdifferenzirung II 192 u. f.; Postgeneration eines Medullarwulstes bei seitlichen Halbbildungen II 486; Geschwindigkeit II 486; die M. bei vorderen Halbbildungen siehe Hemieembryo.

Mehrfachbestimmung, causale, desselben Structurverhältnisses I 507.

Merkmale zweiter und dritter Ordnung, ihre causale Bedeutung II 93.

Meroplast, Definition II 792, 884.

Mesenchymzellen, abhängige Differenzirung II 914.

Mesoblast des Froschembryo, normaler Bau II 501; Postgeneration II 502; Unabhängigkeit vom Ectoblast II 504.

Messungsmethode der Blutgefässverzweigungen I 26, 46.

Metaplasie II 10.

Metastructur organischer Gebilde II 143, 283, 1005, 1024, I 187, 406 A.

Metazoen, hypothetische Erfordernisse ihrer Ontogenese II 306; ihrer beiden Entwickelungsarten: directe und indirecte II 843; Entstehungsweise aus den Protisten II 916.

Methoden:

1. Zur Ermittelung der wahren Gestalt und Winkel des Lumens der Gefässverzweigungen I 2—7.

Methoden:

2. Zur Ermittelung der modellirenden Wirkung des in verzweigten Röhren fliessenden Stromes I 61 A., 55.
3. Zur Ermittelung der Zunahme des Reibungswiderstandes in Röhren bewegter Flüssigkeiten bei Zunahme der Stromgeschwindigkeit I 61.
4. Zur mechanischen Selbstdarstellung der Druck-, Zug- und Abscheerungstrajectorien I 673.
5. Zur Prüfung, ob die Schwerkraft für die Entwickelung des Eies nöthig ist II 265, 272.
6. Zur Bestimmung der normalen Beziehung der ersten Furchungsebene zur Medianebene des Embryo II 98—101, 106, 107.
7. Zur Ermittelung der Zeit der Bestimmung der Richtung der Medianebene sowie der Caudal- resp. Cephalseite des Embryo im Ei II 289, 290, 292.
8. Zur willkürlich localisirten Befruchtung des Froscheies II 300, 359—363.
9. Zur Selbstcopulation schwimmender Tropfen II 34.
10. Zur Prüfung der Wirkung des electrischen Stromes auf die Befruchtungsrichtung und Theilung des Eies II 319, 556, 571, 583.
11. Zur Ermittelung der Gestaltungsfähigkeit von Theilen des Eies II 148, resp. zur Production halber Embryonen aus halben Froscheiern II 154, 429—431, **773, 942—947**, 953, 954—958.
12. Zur Hervorbringung eines ganzen Froschembryo aus einem halben Ei II 797.
13. Zur Ermittelung eines eventuellen Antheils der Vertheilung freier Electricität an der Gestaltung des Embryo II 147.
14. Zur Prüfung, ob die Anlagestelle mancher Organe des Embryo von der Stelle des Luftzutritts abhängig ist II 322.
15. Zur Bestimmung der Lagerung des Materiales des Medullarrohres am gefurchten Ei II 347 A., 527.
16. Zur Ermittelung des Ortes der beim Schluss des Medullarrohres und des Darmrohres thätigten Kräfte II 244, 247, 251.
17. Zur künstlichen Hervorbringung von Rautengruben am Medullarrohr II 248.
18. Zur Ermittelung der Wirkung der Gestalt des Zellleibes des Eies auf die Theilungsrichtung desselben II 302.
19. Zur qualitativen Halbirung eines Stoffgemenges ohne vorausgegangene Analyse desselben II 310.
20. Zur Ermittelung des Cytotropismus der Furchungszellen II 987 u. f.
21. Zur Ermittelung des Selbstordnungsvermögens sich berührender Furchungszellen II 987 u. f.
22. Zur Demonstration des unbewussten Kampfes von Selbsterhaltungsprocessen II 217.
23. Zur Ermittelung des Verlaufs der electrischen Stromfäden im Electrolyten II 707.
24. Methode, jedes beliebige Gebilde seiner Gestalt und seinem Leitungsvermögen entsprechend reactionsfähig auf den electrischen Strom zu machen II 703.
25. Methode, vollkommen abgeschliffene Prägung metallischer Gebilde wieder sichtbar zu machen II 696.
26. Methode, aus einem Wechselstrom einen Gleichstrom zu gewinnen II 581.

Microholoplasten II 792.

Microsomen enthalten verschiedene Qualitäten II 309.

Milchdrüse, chemischer functioneller Reiz I 342.

Milz, functionelle Anpassung I 170, chemischer functioneller Reiz I 342.

Missbildungen, Folgerung von Selbstdifferenzirung aus ihnen II 204, siehe auch Doppelbildungen; ihre Entstehung: siehe Laichung verzögerte, Luftmangel.

Mitose, functionelle Bedeutung derselben II 125—143, 862, speciell des „Fadens" II 133, 310; siehe auch Kerntheilung. Nothwendigkeit sondernder Kräfte in den Chromosomen II 862; ungleiche M. bei Activirung des Reserveidioplasson? II 833.

„Moleculare Theilung" bei der indirecten Kerntheilung II 140.

Molekel, lebensthätige I 231; züchtender Kampf derselben unter einander I 231 bis 251.

Morphologie der Organismen, Definition II 27.

Morula, Defectversuche an ihr II 172; morphologische electrische Polarisation derselben II 552, 591.

Mosaikarbeit in der embryonalen Entwickelung II 455, 821, 1010; Correlationen dabei II 445; siehe auch Selbstdifferenzirung.

Mündungskegel der Venen I 45.

Muskeln, quergestreifte, functionelle Anpassung I 167, 173, 367, 376; „Verwerfungen" der Faserbündel I 582, **„Verlaufslinie"** I 584; Selbstregulation der **„relativen Länge"** I 576—658; Gesetze derselben I 588; Selbstregulation a) durch Zurückbleiben im Wachsthum I 603; durch Schrumpfung I 605, 615; durch sehnige Metamorphose der Enden I 605, 613 u. f.; Anpassung an die Excursionsgrösse der Befestigungspuncte I 583—623, 813; an die mittlere Grösse der Impulse (ungleiche relative Länge) I 284, 589 A.; Anpassung an langdauernde Contractionen I 638; **morphologische Muskellänge** I 623; Selbstregulation der Dicke I 631; Art der trophischen Wirkung der Function I 635; **Bildungsgleichgewicht** I 636; **Erhaltungsgleichgewicht** I 636; Ausbildung der dimensionalen Activitätshypertrophie I 285, 637; der Inactivitätsatrophie I 639; Züchtung günstiger Richtung I 353; günstiger Insertionen I 353, 654; Ursache zweckmässiger Lagerung I 566; Erhaltung vom Nervensystem aus I 284, auch schon in der Jugend I 291; Atrophie nach Nervendurchschneidung I 284; qualitative Anpassung durch Theilauslese I 655, 344 bis 348; Ursache der Variation I 204 u. f.; Anpassung an die Variation der Gelenke I 353; erhaltende Wirkung der M. auf die Knochen I 293; glatte Muskeln, Entstehung ihrer functionellen Anordnung im Darm I 368.

Muskelarterien, Verästelungsgesetze I 11, 14.

Muskelfasern, siehe Muskeln; functionelle od. dimensionale Metastructur I 188.

Muskellänge, ihre Selbstregulation etc. siehe Muskeln.

Muskelnerveneintritt, ursächliche Ableitung der Regel Schwalbe's I 366.

Muskelschrumpfung I 600, 608, 613, 615 u. f.

Muskelvariationen I 582; topische I 582; functionelle I 587 u. f.; Gesetze der letzteren I 588; Wirkung auf das Gelenk I 376.

Musculus palmaris brevis, seine Function I 348; M. iliocostalis, longissimus bei Kyphosis, siehe diese; M. quadriceps femoris bewirkt Zugentspannung der Knochen I 700.

Mycelites ossifragus, im Knochen lebender Pilz 769—802.

Nachahmung, unbewusste, beim Schreiben I 215; künstliche N. vitaler Gestaltungen und Vorgänge II 33, 91; der Copulation der Geschlechtskerne II 34.

Nachbarschaftswirkungen, differenzirende, ihr Antheil an der Ontogenese II 891, 906; Folgen ihrer Störung II 834.

Nachbarzellen, differenzirende Wirkungen auf einander II 306—308.

Nachfurchung der operirten Eihälfte II 475, 783.

Nachweis der züchtenden Theilauslese I 277.

Näherungsabstand von Furchungszellen II 989.

Nahrung, umzüchtende Wirkung derselben auf die Theile des Organismus I 235.

Nahrungsdotter, Einfluss auf die Furchung II 31.

Nahrungsmangel, Anpassung an ihn, siehe Hunger, Sparmaschine.

Nahrungswahl, qualitative und quantitative der Zellen I 312; Verschmähung vermehrter Nahrungsaufnahme der Zellen I 309.

Narbe an operirten Embryonen II 197, 201.

Naturgesetze, siehe Wirkungsweisen, Gesetze.

Nebencharaktere, grosse, Bedeutung derselben für ursächliche Ableitungen II 93.

Nebenkern II 497.

Nebenorgane als Beweis von Selbstdifferenzirung II 206.

Nerven, Folgen der Durchschneidung I 286; ihre Ernährung I 288; Entstehung sensibler N. in einem neuen Organ I 565; in transplantirten Theilen I 565.

Nerveneintritt in den Muskel, ursächliche Ableitung der Regel Schwalbe's I 366.

Nervenfasern, functionelle Anpassung I 168; Ursache ihrer Gestalt I 365.

Netzhaut, functionelle Anpassung I 170; Atrophie bei Lichtmangel I 287; Ursache ihrer complicirten Differenzirung I 283, 341.

Neutrale Schicht in der Biegungsconstruction, ihre Structur I 729, 512.

Niere, compensatorische Hypertrophie, Ursache I 321; chemischer functioneller Reiz I 342. Functionelle Transplantation der N. I 404 A.

Nierenarterien, Verästelungsgesetze I 18.

Nisus formativus II 1019, 1023.

Niveauflächen, electrische, Methode, sie sichtbar zu machen II 550 u. f.; **Niveauflächen der Biegung** I 511; ihre Ermittelung bei Biegung I 522.

Nucleisation operirter Blastomeren II 469, 471, 480.

Nucleitransmigration in operirte Blastomeren II 471, 480.

Nucleus pulposus der Zwischenwirbelscheiben, wichtige Function als Theil einer hydraulichen Presse I 182, II 49 A.

Oeconomie des Wachsthums I 270; O. im Organismus, Ursache I 402.

Ohrmuskeln des Menschen, Grund ihrer Erhaltung I 348.

Oligodactylie, directe Anpassung dabei II 52.

Ontogenesis, siehe Entwickelung, individuelle.

Ontogenetische Wiederholung früherer functioneller Anpassung I 581.

Ordnung des Kernmateriales bei der Ontogenese II 306, 316; Selbstregulation dabei II 316; O. der Furchungszellen, siehe letztere.

Organe, Grösse derselben, siehe Grösse; Kampf derselben I 267; um die Nahrung I 270; functionelle, statische und dynamische Structur, siehe Structur.

„Organisation" der Muskeln I 591.

Organisches siehe Leben; primäres und secundäres Geschehen im Organischen I 83, 214, 506, 561, II 29; siehe auch Leben.

Organismen, gegenwärtige, als Restbestandtheile des bezüglichen Erdgeschehens I 398; besondere Eignung der höheren O. zur causalen Forschung II 90.

Ort der Ursachen II 15, 37, 87.

Orthopädie, wissenschaftliche Grundlage und Methode derselben I 148, II 47 u. f. I S. VIII Anm.; **functionelle Orthopädie** I 731, 766, II 160, 909.

Ossification der knorpelig präformirten Scelettheile, phylogenetische Ursachen der Diaphysen- und Epiphysenbildung II 227—230; ontogenetische Ursachen II 231; endochondrale O., ihr Einfluss auf die „Gestalt" der Knochen I 758, II 49

Palmaris brevis, musculus, seine Function I 348.
Pangene I 231 A., II 83.
Papillen der Cutis des Delphin I 490, 528; ihre Anordnung I 491, 528.
Partialauslese im Organismus, siehe Theilauslese.
Partialbefruchtung durch geschädigten Samen II 291.
Partialprocesse, selbsterhaltungsfähige, des normalen Lebens I 647.
Passive Differenzirung II 235.
Patella, ihre Function I 700.
Pathologie, Bedeutung f. d. Entwickelungsmechanik I 44.
Pathologisches: sichtbare Geschwulstkeime? II 495 siehe diese.
Penetrationsbahn des Samenkörpers II 371.
Perimysium, Ausbildung durch Uebung I 364; P. internum, Zusammensetzung aus **Abscheerungsfaserpaaren**; wichtige Function desselben I 182.
Perioden der Variabilität und Constanz der Arten I 117, 224, 337 u. f., 455; der Entwickelung der Person: a) der organbildenden oder selbstständigen Entwickelung resp. des „embryonalen Lebens“ der Individuen, Defin. I 348, 311, II 281; Geschehen II 283, 909; b) der functionellen Entwickelung resp. des Reizlebens, Defin. I 348, 311, II 281, 909.
Personalauslese oder Individualauslese I 247, 538—541, 542, 545 u. f.
Personalisation des Keimplasson II 63.
Personen, statt Individuen I 404 A.
Phylogenesis, siehe Stammesgeschichte.
Physikalische Componenten des Organischen II 34, 83, 91, 93; Einschränkung ihrer erkennbaren Wirkung II 92.
Pigment im postgenerirten Ectoblast II 490; in der Chorda dorsalis II 457, 458.
Pigmentflecke am Ei, ihr Wandern und Verschwinden II 533, 115; Nichtverwendbarkeit als Marken II 115, siehe auch Samenfleck.
Pigmentordnung, typische nach der Befruchtung von Rana fusca II 355; atypische II 355; P. in der Eirinde II 167; symmetrische zur ersten Theilung II 340; an Wunden des Embryo II 150, 197, 199, 473, 475; im Extraovat II 540; an isolirt gewesenen und wieder vereinigten Furchungszellen II 900, 992.
Pigmentstrasse des Samenkörpers im Ei II 293; ihre Bedeutung II 358, 365.
Pila ossea, knöcherne Kugelschale als Elementartheil I 704, 709.
Pilze, im Knochen lebende I 769—802, speciell 792.
Placenta materna, Ursache II 68, extrauterina II 68.
Plasomen II 83, I 231 A.
Plasson-Molecüle I 231 A.
Plastidule I 231 A.
Pleuroperitonealhöhle I 364.
Polarisation, morphologische, embryonaler Gebilde durch den electrischen Strom II 541—765; der Morula und Blastula: Generalpolarisation II 591, 759, Specialpolarisation der Zellen II 591, 752; nichtpolarisirbare Organe II 653.
Polarisirende Wirkung des functionellen Reizes auf die Fleischprismen I 367.
Polfeld, electrisches, II 579, siehe Polarisation, morphologische.
Polmeridiane, electrische II 579.
Polseiten, electrische II 579.
Polydactylie II 52.
Polyspermie, künstliche II 362; durch verzögerte Laichung II 362, 470, 466 A.
Postgeneration II 484—511, 41, 185 Anm., 1013; unter Verwendung von Material der operirten Eihälfte II 484; Unterschied von Regeneration II 484, 511: 1. des Ectoblast von der ventralen Seite II 485, Geschwindigkeit der Medullarwulstbildung II 486, Ausbleiben derselben II 487, 499, Unterschied von der normalen Entwickelung II 486, 487; P. von der dorsalen Seite her II 499; 2. des Mesoblast II 501; 3. des Entoblast II 504. Allgemeines: sie ist abhängige Differenzirung II 508; Unterschied von der normalen Entwickelung II 511, 784; Unterschied von der Regeneration II 511. B. ohne directe oder ohne jede Ver-

wendung von Material der operirten Eihälfte II 441 (Ergänzung der Semichorda lateralis), II 796, 798, 801; Activirung derselben II 798; principielle Uebereinstimmung von A und B II 799; Uebergangsstufen beider II 800. P. a) durch Umordnung und Umdifferenzirung von Zellen II 801, 888, 899, b) durch Proliferation II 888; auslösendes Moment II 896 u. f.; Geschwindigkeit derselben II 947; Verschiedenheiten: bei Fröschen II Nr. 22, früher Beginn II 795, 799, 812; später Beginn 798, 809; bei Ascidien II 789; bei Echinodermen II 795; bei Ctenophoren II 808; Unvollkommenheit II 802; Auslösungsgeschwindigkeit II 810 Anm.; Mangel derselben bei Säugern II 829. Siehe auch: Abhängige Differenzirung, Entwickelung (atypische), Selbstregulation (morphologische).

Pressung der Eier, siehe Deformation.

Principien der Gestaltung, siehe Gestaltung; P. der organbildenden Keimbezirke, seine wahre Bedeutung II 813, 847—852.

Processus trochlearis, functionelle Structur I 762 u. f.

Producte, gleiche, nach verschiedener Entwickelungsweise II 885, 902, siehe Constanz.

Profilminimum der Gefässe I 40 u. f.

Pronator quadratus, Bau I 598; Regulation seiner Länge I 599—616; Function I 599.

Protoplasma, seine geringere idioplastische Bedeutung als des Kerns II **315**, 513 u. f., 1015 u. f.; siehe Dotter u. Kern.

Protozoen, typische und atypische Entwickelung II 845; Mangel an Entwickelung II 13, 35; Vielseitigkeit ihrer Zellen I 245.

Pseudarthrose I 812.

Pseudopodien, paraplasmatische der Furchungszellen II 992.

Quadriceps femoris bewirkt Zugentspannung der Knochen I 700.

Qualitäten des Lebens, erste Entstehung derselben I 412, siehe Leben.

Qualitative Anpassung durch Theilauslese I 230—254, 655.

Qualitative Materialscheidung in der Zelle, unabhängige von Nachbarzellen II 452; im Kern, siehe Kerntheilung.

Radioulnargelenk, Constanten desselben I 605.

Rana, electrische Polarisation der Eier und Embryonen II 583; fusca, senkrechte Stellung der Eiaxe II 257; siehe Eiaxe.

Rautengrube des Medullarrohres, Künstliche Erzeugung II 248 u. f.

Reactionen des Organismus I 240 A.; Gestaltende R. der Gewebe I 96—101, 240 A., 261, 319, 427; Stabilität derselben II 45.

Reactionsweisen, morphologische, der embryonalen Objecte auf den electrischen Strom II 741—752.

Reflectorische Leistungen, als Selbstregulation I 399.

Reflexbewegung I 391.

Regeln, specielle, organischer Gestaltungen I 803—816, II 1031—1033.

Regeneration, Grundlage derselben I 206; Bedingtsein der R. durch Reste embryonaler Substanz in den Zellen I 344; Allgemeines II 42, 43, 78, 80, 200; Regenerationsidioplasson II 307; seine Theilung bei der Furchung II 450; siehe auch Reserveidioplasson; Auslösungsursache der R. II 800, 896 u. f., I 636; Unvollkommenheit der R. II 802; R. a) **durch Umordnung und Umdifferenzirung** von Zellen II **836** u. f.; 841, 801, 899; b) durch Sprossung und Differenzirung II **836** u. f.; Correlationen der R. II 839; R. findet auch in der Entfernung vom Defectrand statt II 901; Mechanische Formulirung des Regenerationsproblemes II 842, 1013; Abweichung der R. von der normalen Entwickelung II 840; Unterschied von der Postgeneration II 511 u. f.; durch Uebercompensation schädliche R. I 264; R. der Protozoen II 834; der Hydra II 836; der Knochen I 732, 754; siehe auch Postgeneration; Entwickelung, atypische.

Regenerationsmaterial II 450; siehe Reserveidioplasson.

Regenerationsvermögen, seine Abnahme mit dem Alter I 373.

„Regulation“ des Muskels I 591.

Regulationsmechanismen II 111 Anm., 158 Anm.; siehe Selbstregulation; Entwickelung, atypische.

Regulatorische Functionen, gestaltende II 41 u. f.; R. Entwickelung; siehe diese.

Reiz, Definition I 240; züchtende Wirkung desselben I 240 u. f.; Züchtung seiner trophischen Wirkung I 241; functioneller R. der verschiedenen Gewebe I 280; II 227; chemischer der Leber, Nieren etc. I 298, 342: seine Identität mit dem Entstehungsreiz bei den Stützsubstanzen I 343, II 227; trophische Wirkung des f. R. I 151; 300; angeblich verjüngende Wirkung I 301; qualitativ differenzirende Wirkungen I 331—350; gestaltende Wirkungen I 151, 350—386; Anpassung der Gewebe an die mittlere Frequenz und Intensität der Reize I 345 u. f.; Beziehung zwischen Reizgrösse und Organgrösse I 252, 266, 269, 275, 553, **636**; vollkommene Anpassung an den Reiz I 347; siehe auch Gleichgewicht, vitales; gestaltende Reize: Production derselben im Embryo I 380; Schutz des Organismus vor fremden Reizen I 380.

Reizbarkeit I 391.

Reizcentralisation I 381.

Reizentziehung, Folgen derselben I 284.

Reizintensitäten, Anpassung an dieselben I 283.

Reizleben, Periode desselben jedes Organes I 348; Beginn I 349; 372 u. f., s. a. Lebensperioden, Perioden.

Reizsubstanzen, lebende, ihr Nutzen I 401 u. f.

Reizung, ihre angeblich schädigende Wirkung I 291 A.

Reorganisation operirter Furchungszellen des Frosches II 469; Nucleisation 469; Nucleitransmigratio 471; nachträgliche Cellulation 475.

Reserveidioplasson, od. Regulations- und Regenerationsplasson I 344, II 877; Gleichheit desselben in den Furchungszellen II 832; Ungleichheit II 833; Activirung II 800, 897; bei Amphioxus II 831, 833; seine Bethätigung bei Eitheil-Ganzbildungen II 794, 795, 798, 814.

Restbestandtheile des lebenden Erdgeschehens I 398.

Rhytina, Structur der Rippe I 442, 738; ungenügende Inactivitätsatrophie I 443; pflanzliche Canäle im Knochen I 769 bis 802.

Richtung der ersten Eitheilung, siehe Theilungsrichtung; der Copulation der beiden Geschlechtskerne, ihre Wirkung auf die Bestimmung der Medianebene: siehe Copulationsrichtung.

Richtungsbestimmung des Embryo im Ei II 96, 120, 185; der Medianebene II 109; Methode II 98, 110, 164, 185, 289, 295; Ursachen der Bestimmung II 285; siehe auch Medianebene, Hauptrichtungen, cephal, dorsal.

Richtungskörper, sein angeblicher Einfluss auf die Richtung der ersten Eitheilung II 355.

Riechsubstanzen, ihre Züchtung I 336 bis 341.

Rieseneier des Frosches, partielle Furchung derselben II 476.

Riesenwuchs, Unabhängigkeit von der Weite der Blutgefässe I 314; halbseitiger R., Ursache II 451.

Röhrenknochen, Ursache der Röhrengestalt I 363, 690, 728.

Rotation, künstliche, der Froscheier, um eine wagrechte Axe, Entwickelung dabei II 256—276.

Rotationsapparat zum Nachweis des Nichtnöthigseins der Schwerkraft zur Entwickelung des Eies II 265 u. f.

Rückbildung überflüssiger Organe II 68.

Rückenflosse des Delphin, ihre Structur I 562; Bedeutung derselben für die Theorie der functionellen Anpassung I 563.

Rückenfurche, künstliche Spaltung derselben II 194.

Rückstoss, seine gestaltende Wirkung in den Gefässen I 87 u. f.
Ruderbewegung des Delphin I 499.

Samenfleck, (Pigmentanhäufung an der Eintrittsstelle des Samenkörpers in das Amphibienei) II 355 A.
Samenkörper, intraovaler Verlauf II 365, 370; **Penetrationsbahn** II 371; **Copulationsbahn** II 376.
Säugethiere, hohe Selbstdifferenzirung, geringe Postgeneration II 982; schwere Auslösung der Ganzbildung aus Eitheilen II 1010, 1012.
Säule, hohle, ihre statische Begründung I 690.
Scelettheile, Ursache ihrer Variationen I 204 u. f., siehe Knochen, Knorpel.
Schädliche Substanzen, umzüchtend anpassende Wirkung derselben auf die Theile des Organismus I 235, 539.
Schädliche Wirkung, eventuelle, der functionellen Anpassung I 352.
Scheerung, **Scheerfestigkeit** I 505, 678.
Schlagbewegung des Delphin I 495.
Schleimbeutel, Ursache I 364.
Schraubengelenk, Ursache I 376, 354, 734; siehe Gelenkform.
Schrumpfungscoefficienten des Bindegewebes I 555.
Schub, s. Scheerung.
Schwanzflosse des Delphin I Nr. 7, siehe Delphin.
Schwanzwärts, Bestimmung desselben, siehe caudal.
Schwerkraft, richtende Wirkung auf das Ei II 257—260, 274; Nichtnöthigsein derselben zur Hervorbringung des Typischen der Gestaltungen aus dem Ei II 264 u. f., **271**, 17 u. f.; Wirkung derselben bei der Entwickelung des Eies II 113, 120; umordnende Wirkung auf den Dotter II 404; Umordnung des Dotters entgegen der Schwere im Ei II 297, 298; Ursache ihrer einstellenden Wirkung auf die Zelltheilung II 337.
Scoliosis, ihr Bildungsvorgang II 48; siehe auch Zwischenwirbelscheibe I 182.
Sehnen, Ausbildung ihrer Structur I 358, 360; functionelle Metastructur I 187; functionelle Anpassung I 168, 174; Selbstregulation ihrer Länge bei der Regulation der Muskellänge I 596, 614, 616, durch Wachsthum I 622; durch „sehnige Metamorphose der Muskelfaserenden“ I 616 u. f., durch Schrumpfung I 629, 555; ihre Lage 813.
Sehnenknochen der Vögel I 760 A.
Sehnenröhren im Schwanze des Delphin I 489.
Sehnenscheiden, Ursache I 364.
Sehnenschrumpfung bei Muskelatrophie I 629, 555, 807.
Sehnerv, Folgen der Durchschneidung I 290.
Sehnige Metamorphose der Muskelfaserenden zur Regulation der Muskellänge I 605, 613, 616, 621.
Sehsubstanzen, ihre Züchtung I 336, 341.
„Seitenfläche“ der Epithelien, ihre differenzierende Wirkung II 785.
Selbst, eigenes, der Organismen, Wesen desselben II 218, siehe a. Selbstnützlichkeit.
Selbstassimilation II 76, 78, 79.
Selbstausmerzung von Theilen im Organismus I 218, 224; im Stoffwechsel I 232 u. f.
Selbstbewegung II 77.
Selbstbewusstsein, Entstehung desselben I 414.
Selbstdifferenzirung I 422, II **15**, 96, 201, **234**, 881; Mängel der S. I 582; formale S. II 208; qualitative S. II 209 u. f.; unvollkommene II 209; S. bei mechanischen Störungen der Form II 204; ontogenetische S. von in der Phylogenese durch functionelle Anpassung entstandenen Bildungen II 231; S. von Gestaltungen, welche durch functionelle Anpassung entstehen könnten I 385; S. siehe auch Mosaikarbeit; S. des Keimplasson I 453; des ganzen Eies II 96, 264, **276**, I 333 A., II 423, 772; des Extraovates II **162**; von Theilen des Eies II **202—211**, S. des Gastrula II 190; S. des Medullarrohres II 192;

201, **247**; des Darmrohres II 251; anderer Theile des Embryo II 149, 166, 426; S. epithelialer Gewebe I 333; S. der Furchungszellen II 156, **448**, **770** u. f.; verschieden abgegrenzter Stücke des Eies II 983; hohe S. bei Säugern II 982; S. bei normaler Entwickelung II 979; Zusammenstellung von Thatsachen der S. II 826—830.

Selbstdifferenzirungsgebilde II 907: a) temporäre, b) permanente II 909; kleinste II 452, 779.

Selbstelimination, siehe Theilauslese.

Selbsterhaltung I 405 u. f., II 77, siehe auch Selbstnützlichkeit; Selbsterhaltungseigenschaften, allgemeine I 254, ihre Züchtung I **247**, 260; Selbsterhaltungsfähigkeit der Organe, ihr Verlust I 346, 372.

Selbsterhaltungsprocesse, das Wesen des Organischen darstellend II 217 u. f.; Kampf derselben untereinander I 218 u. f.

Selbstgestaltung des zur Erhaltung Nöthigen, als Wesen des Organischen I 405 u. f., II 78; functionelle S. des Selbstnützlichen (sog. Zweckmässigen) I 178, 278—330, 350—382, spec. 357 u. f., 560; die Assimilation als erste S. I 395, II 1023; S. hydrodynamisch gestalteter Blutgefässe I 65 u. f., 75, 97; S. der Zellen II 453, 457.

Selbstlöhnung im Organismus, der dem Ganzen geleisteten Arbeitsgrösse entsprechende II 215.

Selbstloslösung, active, der Chorda, Medulla, des Entoblast und des Mesoblast von einander II 456; von Furchungszellen II 989.

Selbstnützlichkeit sive **Autophelia**, als allgemeine Eigenschaft des Organischen I 393—415; statt Zweckmässigkeit II 58 u. f., 78, siehe auch Selbstregulation.

Selbstordnung der Eisubstanzen entgegen der Schwerkraft II 297; des Rindendotters bei Zwangslage II 327; S. der Zellen II 435, 453, 457, 493; s. a. Zellordnung der Furchungszellen II 987 bis 995.

Selbstregulation als eine wesentliche Eigenschaft des Organischen I 400, 405 bis 411, II 69 A., 78, 217, 981 u. f.; Beschränkung derselben II 202; S. zur Erhaltung labilen Gleichgewichts I 336; S. der Assimilation I 222, 224; S. als Ursache der Stabilität der Art I 224, 336, 337, 455; quantitative S. I 130 u. f., 350; functionelle S. (der Erhaltungsfunctionen) I 321, 316 A., 381, 400 bis 409; **morphologische Selbstregulation** (der Gestaltungsfunctionen) I 321, 316 A., 409 A., II 1022; am Anfange der individuellen Entwickelung II 360 A., 401; ihre Schwächung am Ende der Laichperiode II 461, 1010; S. im Stoffwechsel, ihre Züchtung durch Theilauslese I 237; normale S. im Embryo I 220, 224; S. nach Anachronismen II 445 A.; prästabilirte S. bei den ersten Eitheilungen II 401; während der Furchung II 316; bei der Vertheilung und Ordnung der Kernbestandtheile in der Ontogenese II 316; morphologische nach Umordnung der Furchungszellen II 911; Züchtungsursache dieser Art II 912, 918; Reflexthätigkeit ist S. I. 399; S. der Muskellänge I 576—658, speciell I 583—623, Nothwendigkeit derselben I 582; S. der Sehnenlänge I 596, 621; der Gestalt der Muskeln (durch Fiederung) I 596; S. der Weite der Blutgefässe I 316; nervöse Regulation I 319; morphologische Regulation I 316, 318; allgemeine gestaltende Reactionsfähigkeit der Blutgefässe I 319, siehe auch Entwickelung, atypische.

Selbstschluss des Medullarrohres II 247; des Darmrohres II 251.

Selbstschutz des Embryo II 982.

Selbstständigkeit der Theile des Organismus in ihrer Erhaltung, Variation etc. I 219 u. f.

Selbststeuerung im Organismus I 409.

Selbstvariation II 62.

Selbstwachsthum II 77; siehe auch Wachsthum.

Selection siehe Züchtung.

Selectionstheorie, Einwendungen gegen

sie II 66; Wegzüchtung nicht gebrauchter Theile II 68; ihre jüngsten Gegner II 68.
Semiblastula Ranae II 435; superior II 448; von Echinodermen II 791; siehe auch Halbbildungen; electrische Polarisation II 618.
Semichorda dorsalis lateralis II 441, 443, 447, 526, s. Halbbildungen.
Semigastrula Ranae II 435, 953; anterior II 445; der Ascidien II 788; s. Halbbildungen.
Semilunarklappen, functionelle Structur I 182.
Semimedulla lateralis II 439.
Semimorula II **434**, 156; Charaktere II 877, 879; Zellordnung II 804; Bildung durch Umordnung des Eimateriales II 857, 876, 888; nach Rundung der isolirten Blastomere II 857, 835; S. der Ascidien II 788; von Echinodermen II 791.
Semispinalis, musculus, Selbstregulation der Muskel- und Sehnenlänge I 619.
Sensibilität I 391; implantirter Gebilde I 565.
Sesambeine, functionelle Structur I 387 A., 762.
Sieg des „stärker fungirenden" I 100.
Sinnesorgane, zweierlei Bildungsursachen I 378; Antheil der Züchtung I 339; der functionellen Anpassung I 170, 175.
Sinnessubstanzen, ihre Züchtung I 336, 341; ihr Fehlen für manche Formen von Energie I 339.
Sinus Valsalvae, Ursache derselben I 68.
Sirenen, functionelle Knochenstructur I 442, 738; geringe Inactivitätsatrophie I 443, 738.
Sonderungsrichtung bei der Kerntheilung II 385 u. f.
Spannung, nutritive, ihre Bedeutung im Kampfe der Zellen I 257.
Spannungstrajectorien I 546; Fall der Identität mit den Wachsthumstrajectorien I 553, 568.
Sparmaschine, innere Umzüchtung des Organismus dazu durch Hunger I **236**, 658, II 224.
Specialpolarisation, morphologische, electrische, der Morula und Blastula II 591, 611, 752.
Specification der Furchungszellen II 830 832, 835, 884—893; siehe a. Furchungszellen; S. der Keimblätter II 200.
Specifisches Gewicht, ungleiches der Dottersubtanzen II 113, 120, 260 bis 262; Wirkung desselben auf die Entwickelung II 260; Aenderung durch die Befruchtung II 291.
Spermatozoon, Antheil an der Richtungsbestimmung des Embryo im Ei, siehe Copulationsrichtung, Hauptrichtungen.
Sphaerechinus, Entwickelung isolirter Blastomeren II 878 u. f.
Spina bifida II 526; siehe Asyntaxia medullaris.
Spiralgelenk, Ursache I 376, 354, 734.
Spongiosa der Knochen, Ursache ihrer Maschenweite I 710 A., 764; Formen der S. I 704—711; S. **globata**, Vorkommen und Bedeutung I 685 A., 706, 709 u. f., 729; rectangulata I 706; **tubulosa** I 705, Vorkommen I 708; Maschenweite I 710; siehe auch Knochen, functionelle Structur; statische Elementartheile I 703–704.
Sprossung der Nerven in neue Organe I 565.
Stabilität der Organismen, Ursache I 224, 336, 337, 455.
Stammaxen-Radialebene der Gefässe I 9.
„Stammcomplex" von Zellen bei der Re- u. Postgeneration II 898.
Stammesgeschichte, II 61—69, 231, 440 u. f., 1023; s. biogenetisches Grundgesetz, Homologien; Zerstörung ihrer knöchernen Urkunden I 801.
Stammverlaufswinkel der Gefässe I 15.
Stammwinkel der Gefässe = Stammursprungswinkel I 15.
Stehen: Wirkung auf die Knochenstructur I 719 A.; St. auf einem Bein, Beanspruchung des Schenkelhalses dabei I 682 A.
Sterilität, eine Ursache II 369.

Stillstand der Entwickelung nach Operation während der Furchung II 159.

Störung, mechanische Natur ihres Ausgleiches im Organismus II 1022; St. der Entwickelung, Verlauf der weiteren Entwickelung II 971; St. der Anordnung oder Qualität: Auslösung des Reserveidioplasson durch dieselbe II 887, 896 bis 903; an den Halbbildungen, ihre allgemeine Bedeutung II 775.

Stoffwechsel seine Bedeutung für die innere Züchtung I 222, 231—238, 251; St. atrophischer Organe I 285.

Stossbewegung des Delphin I 493.

Stoss des Blutes, seine gestaltende Wirkung I 97.

Streckung, nachträgliche der Medullarwülste II 532.

Stromfäden, electrische, Methode zur directen Ermittelung ihres Verlaufs II 25, 152.

Stromschatten, electrischer II 565, 650.

Structur, statische, dynamische, siehe **functionelle Structur.**

Stützorgane, ihre von der Anordnung der Capillaren unabhängige Structur I 312, 327; siehe functionelle Structur.

Stützsubstanzen: vererbte und abhängige Bildung derselben I 205; siehe auch Bindesubstanzen, Knochen, Knorpel.

Subcutanes Bindegewebe, Züchtung desselben I 555.

Subduralraum, Ursache I 364.

Substantia compacta ossea, ihre statischen Elementartheile I 711, siehe auch Knochen, S. spongiosa, siehe Spongiosa.

Symmetrie, bilaterale, ihre Ursache II 451.

„**Symmetrieebene** der Sonderung" II 386.

Sympathicus-Durchschneidung, ihre Folgen I 295, 309.

System materieller Theile II 233; seine Configuration II 233; seine Form II 233, seine Structur II 233.

Teleologie I 145, 148 Anm., 153 u. f., 408, II 78, 842, 1018; teleologisch gestaltende Wirkungen der functionellen Anpassung I 381.

Telestes Agassizii, electrische Polarisation der Eier II 625.

Telescopform der Nase, künstliche, durch Borsäure II 887 A.

Theilauslese oder **Partialauslese** im Organismus, züchtende I **217** u. f., 222, 235, 542, 546 u. f., 651—656, 804, II 216 u. f.; nicht züchtende T. I 222, 235, II 220; höchste Ausbildung des Zweckmässigen durch T. I 382; siehe auch Kampf der Theile.

Theilbildung oder **Theilgebilde**, Definition II **792**, 884, 1012; ihre Ursachen II 1009—1013; siehe auch Semimorula, Semigastrula, Hemiembryo, Halbbildungen.

Theilungsfläche, Definition II 384 u. f.

Theilungsrichtung, Definition II 385 u. f.; T. der Zelle, Wirkung der Gestalt auf die Theilungsrichtung II 299, 337, 973, 975; erste Theilungsrichtung des Eies: sie ist die variabelste II 300; ihre normale Ursache, siehe Copulationsrichtung, Hauptrichtungen, Medianebene; Wirkung einer Anstichstelle des Eies auf die T. II 364; Wirkung geringsten Widerstandes II 305, 364, 973; Wirkung des electrischen Stromes auf dieselbe II 556, 571, 583.

Theilungswiderstand der Zelle, geringster II 166; bestimmt nicht die Theilungsrichtung II 973.

Thiere, höhere und niedere, ihre verschiedene Leistungsfähigkeit I 403.

Tibia, Bedeutung ihrer Gestalt I 737; neue functionelle Structur in neuen Verhältnissen I 662—713.

Topographie der organ. Gestaltungsursachen, Aufgabe, sie zu ermitteln II 16, 37, 87, 233, 254, siehe auch Selbstdifferenzirung und abhängige Differenzirung, Correlationen.

Torsion I 683; Torsionsconstruction I 683.

Torsionsstructur des Humerus I 762 A., 765.

Totipotenz der Furchungszellen, potentielle II 831, 839.

Trabeculae osseae I 704; ihre functionelle Bedeutung I 704.

Tractus ossei I 707.

Trajectorien, Bedeutung I 678 u. f.; Ableitung derselben für Druck I 678; für Zug I 682; Torsion I 683; Biegung I 683 u. f.; Methoden der mechanischen Selbstdarstellung der Trajectorien I 673; T. der Spannung und des Wachsthums I 546; Fall der Identität beider I 553, 568.

Transformationsgesetz Jul. Wolff's, bezeichnet functionelle Anpassungen I 725.

Translatio elterlicher Eigenschaften auf das Keimplasson II 61, 1023; siehe Vererbung.

Transplantation, „functionelle" und ihre Theorie I 404.

Transplantationsfähigkeit, Bedeutung für den Kampf der Theile I 219.

Transversale Stellung der Delphin-Schwanzflosse, ihre Bedeutung I 498.

Trennungskeil der Blutgefässverzweigungen I 85.

Triton alpestris, electrische Polarisation der Eier II 608.

Trommelfell, functionelle Structur I 182; Ursache I 359.

Trophische Nerven I 292—299; ihre angeblichen Functionen I 292; ihr Unvermögen functionelle Structur auszubilden I 568.

Trophische Wirkung der functionellen Reize I 100, 151, **240** u. f., **278–330**, 544—552, 806; gestaltende Wirkung der Function I 548.

Tubuli ossei I 703; ihre functionelle Bedeutung I 703.

Tumoren, siehe Geschwülste.

Typische Gestaltungskräfte, ihre Nothwendigkeit II 28 Anm., 72.

Typische oder **directe Entwickelung**, personelle: Herstellung der richtigen Anordnung des verschiedenen Materiales II 316; Selbstregulation dabei II 316; Charakterisirung II **844** u. f.; nicht vollkommen reines Vorkommen II 847, siehe auch atypische Entwickelung.

Typisch reproducirte Gestaltung, Verständlichkeit derselben bei Entstehung auf typischem Wege II 40; Bedingungen II 8 A., 228 A., 868, 913, siehe Entwickelung; bei atypischem Ausgang II 41; bei atypischem Wege II 52.

Uebercompensation des Verbrauches I 396; U. im Ersatze I 396; ihre Züchtung durch Theilauslese I **237**; U. in der Activitätshypertrophie I 280; der Blutgefässe I 280; des Knochen I 280.

Ueberdehnung des Bindegewebes hat Atrophie zur Folge I 554.

Uebergang vom Wasser zum Luft- resp. Landleben I 119, II 64.

„Uebertragung" vom Elter erworbener Eigenschaften auf den Keim, s. Translatio.

Ueberwindung mechanischer Componenten durch vitale II 91.

Uebung I 461, 766. Ist nicht bedingt durch Hyperämie I 324; embryonale U. I 555; motorische U. im Centralnervensystem I 122, 174; U. der Muskeln I 353, 364, 367.

Umarbeitung des Pigmentes der Eirinde, symmetrisch zur ersten oder zweiten Furche II 328.

Umbildungen durch geänderten Gebrauch, Beschränkung derselben I 374, durch embryonale Variation I 375; vitale U. durch mechanische Massencorrelation II 253.

Umdifferenzirung von Zellen, nach Störung II 896, 899, bei Re- und Postgeneration II 801, 896, 899; Verlauf derselben II 899; von Dotterzellen durch differenzirte Zellen II 495; siehe auch: abhängige Differenzirung, Correlationen.

Umformung, siehe Umbildung.

Umkehrung in Zwangslage gehaltener Eier II 330; Entstehung von Doppelbildungen danach II 932 u. f., 936.

Umordnung von Zellen II 491, 497, 505 u. f. Anregung dazu II 493; von Furchungszellen II 857.

Umstände äussere, direct das Zweckmässige schaffende Wirkung derselben I 130.
Umwachsung der todten Eihälfte II 482.
Ungleichheit, atypische, der Theile des Organismus I 222, 225; Bedeutung derselben für den züchtenden Kampf der Theile I 222, 225.
Unterbrechungsfläche einer Zellschicht: Bedeutung für die Postgeneration II 498, 506, 507, für die Regeneration II 512, 897 u. f.
Unzulässigkeit causaler Ableitungen aus den Beobachtungen des typischen organischen Geschehens II 75 u. f., 239.
Urdarmhöhle, von ihr ausgehende ordnende Wirkung auf die Zellen II 505.
Urmund des Froscheies II 164; Ort seiner ersten Anlage II 398; nächste Ursache II 342; die erste Anlagestelle fällt nicht immer in die Medianebene des Embryo II **399**, 367 A., 961 A., 963; künstliche Bestimmung seiner Lage II 925; Wanderung des U. II 347 u. f., 525; abnorme Schlussstelle II 529.
Ursachen der sichtbaren organischen Gestaltungen, Ermittelbarkeit derselben I 406 A.; primäre U. der Gestaltung I 543; Causae summandi I 538; U. der Zeit, des Ortes, der Richtung, Grösse und Qualität des organischen Geschehens II 37, 87, 96; verschiedene Ursachen mit gleichen Wirkungen II 92, siehe auch „Constanz“ der Producte; die einfachsten Ursachen nicht immer im Organischen die wahrscheinlichsten II 242; Ursache und Folge im Organischen I 83; Trennung der specifischen Ursache von der Vorbedingung I 306, 325; Ursachen der speciellen Entwickelung, ihre Localisation im Ei II 772, siehe auch Knochen u. a. Organe.
Ursprungskegel der Blutgefässe: des Astes I 36, 43; der „Fortsetzung des Stammes“ I 45; Selbstgestaltung desselben aus dem Wandungsmateriale I 55; Variationen desselben II 71.
Urzeugung durch „successive“ Züchtung der Grundfunctionen des Lebens I 409—416.
Uterus, Ursache seiner complicirten Structur beim Menschen I 369.

Vacuolisation des Dotters II 462, 488.
Variabilität, der Theile des Organismus I 222, 225; Bedeutung derselben für den züchtenden Kampf der Theile I 222, 225; V. infolge unvollkommener Selbstregulation I 455; V. durch Einwirkung der äusseren Lebensbedingungen I 105; Bedingtheit der Variabilität I 116; Correlative V. I 108, 131, II 255; ihre Ursache I 372; V. des Keimplasma I 455, II 62—67,
Variationen oder Varietäten, ihre Ursachen I 217 A.; zeitliche V. als Ursache morphologischer Varietäten II 114 u. f.; ihre Bedeutung für die descriptive Entwickelungsgeschichte II 51; V. des Keimplasma: Entstehung aus inneren oder äusseren Ursachen II 62. Successive Variation II 63; sprungweise V. II 63; Freiheit des V. II 64, 67, I 116; Unfreiheit I 204, II 67; Beziehung zwischen den V. des Keimplasson und den V. der entwickelten Theile II 65; Selbstvariation der Theile II 65; gleiche V. mehrerer Theile II 67; gleichzeitige nützliche V. verschiedener Theile II 64; Leistung embryonaler Variationen I 363, 375; V. machen abhängige Differenzirung nöthig II 913; machen morphologische Selbstregulation nöthig II 913, 981; Werth der V. für die causale Forschung II 31, 93; V. der Muskeln I 582—591; topische I 582; functionelle I 587; Regulation der Länge dabei I 591—620; der Scelettheile I 204 u. f.
Vasa vasorum, ihre unzureichende Bedeutung für die Gestaltung I 313.
Vasomotorische Störungen, ihre trophischen Folgen I 295.
Vater ist der Bruder seiner Kinder I 456.
Vena portae, Verzweigungsregeln I 10, 17, 22, 31, 73.
Venen, Entstehung an Stellen geringsten Druckes I 134, 564; Gestaltsverhält-

nisse des Lumens an den Vereinigungsstellen s. I Nr. 1 und 2.
Ventral des Embryo, seine Bestimmung am Ei II 347, 349, **408**, 424, 437, 448, 460 A., 527, **534**, 780.
Veränderung, specifische Natur derselben: Qualität, Ort, Zeit, Grösse II 907, s. Differenzirung.
Verästelungswinkel der Arterien, Definition I 15; bestimmende Regeln I 15 u. f.
Verbrauch, züchtende Wirkung desselben I 233, 399.
Vereinigungsebene der Venen, Definition und bestimmende Regeln I 13.
Vererbt Definition I 200—203, 207.
Vererbung: angebliche, vom Individuum erworbener Eigenschaften I 140, 383, 444, II 61, 1023; Bedingung der Vererbung I 451 u. f., II 62; Vererbungstheorie, angebliche II 860; siehe auch Keimplasson; vererbte Selbstdifferenzirungs-Charaktere, geringe nöthige Zahl derselben I 201, 567.
Vergiftung, chronische, umzüchtende Wirkung derselben auf die Theile des Organismus I 235, 658.
Vergleichende Anatomie II 70.
Verlaufslinie der Muskelfasern I 584.
Verlaufswinkel der Gefässe I 15, 35, 94; ihre Bedeutung für Ermittelung der Wachsthumsgesetze I 94.
Verschiedenheit gleich aussehender Theile II 1005.
Verschmähung vermehrter Nahrungsaufnahme durch die Zellen I 309.
Vertheilung, electrische, Fehlen auf dem Embryo II 149.
Verwerfungen der Muskelfasern, Bedeutung für die Selbstregulation der Muskellänge I 582 u. f.
Verzögerte Laichung, ihre Folgen, siehe Laichung; Schwächung der Selbstregulation II 1009.
Verzögerung der persönlichen Entwickelung durch Abkühlung II 101; nach Operation des Eies II 159.
Verzweigungen der Blutgefässe I Nr 1 und 2; Richtungsverhältnisse I 9 u. f.; Gestaltungsverhältnisse I 36 u. f.
Verzweigungsebene der Gefässe I 9.
„Verzweigungsstelle“ der Arterien, Definition I 12.
Viertelei-Gebilde II 793.
Viertelmorulae und Blastulae II 446.
Vorbedingungen der Differenzirung II 210; ihre Unterscheidung von der spec. Ursache I 306, 325 Nr. 13, **27**, **28**.
Vorentwickelung I 409 A., 453, II 74; Definition II 280; ontogenetische, persönliche, unpersönliche, accessorische II 280; phylogenetische II 74, 280.
Vorkerne, Wirkung ihrer Copulationsrichtung auf die Medianebene II 366.

Waalthiere, eigenthümliche substantia spongiosa ossea I 708.
Wachsthum, Züchtung desselben durch Theilauslese I 237; züchtende Wirkung desselben im Organismus I 222, 232; Nutzen desselben I 396; Arten des W.: actives I 391, II 77, passives II 77; **Massenwachsthum** II 81; **blosdimensionales W.** II 81; embryonales selbstständiges I 207 A., 311; W. beruht auf qualitativer u. quantitativer Nahrungswahl der Theile I 314; W. infolge von Hyperämie I 295, 310; W. des Embryo unabhängig von electrischer Vertheilung II 147; W. der Arbeitsorgane I 311; der Stützsubstanzen und Deckepithelien I 311; des Knochens: Deutung des Ringversuches I 742; des Markirversuches I 746; W. von Organen durch Aufnahme und Umdifferenzirung fremder Zellen II 801.
Wachsthumsarchitectur II 232; siehe auch Wachsthumstrajectorien.
Wachsthumskräfte, auf die Herstellung der normalen Formen eingestellte II 245; Wirkung zeitlicher Hemmung derselben II 245.
Wachsthumsperioden: 1. des selbstständigen Wachsthums der Theile I 311; Wirkung der Hyperämie dabei I 311; 2. des functionellen Wachsthums I 311; siehe auch Perioden.

Wachsthumstrajectorien I 546; Fall der Identität mit den Spannungstrajectorien I 553, 568.

Wärme, trophische Wirkung derselben I 242, II 18.

Wärmestrahlung Nichtnöthigsein derselben zur Hervorbringung des Typischen der Gestaltungen aus dem Ei II 274.

Wanderung der Bänder bei örtl. Aenderung der functionellen Verhältnisse I 606; der Zähne im Knochen I 268, 747.

Wanderzellen, abhängige Differenzirung II 801, 914.

Wechsel der Beanspruchungsrichtung, Einfluss auf die Knochenstructur I 706, 719.

Wechselstrom, Wirkung auf die Richtung der Eitheilung II 556; auf die Besamungsrichtung und Copulationsrichtung II 583; polarisirende Wirkung auf embryonale Objecte II 542 u. f.

Wechselwirkung ist der Grundvorgang der Entwickelung II 14, 822; siehe auch Correlationen, abhängige Differenzirung.

Wellenbewegung der Delphin I 496.

Wesen des Organischen I 152, 387 bis 416, II 69 A., 76, 141, 217; siehe auch Leben.

Wettbewerb II 223.

Widerstandsfähigkeit lebender Körper, ihre Steigerung durch Theilauslese bei schlechten Existenzbedingungen I 237; mechanische W.: Arten derselben I 505, **678**; der Knochen: gegen Druck von überknorpelten Flächen aus I 735; gegen Druck vom Periost aus I 735.

Widerstandszunahme in Röhren bewegter Flüssigkeit bei Zunahme der Stromgeschwindigkeit, neue Methode ihrer Ermittelung I 61.

Wiederbelebung II 477, 480; siehe Reorganisation.

Windungen im befruchteten Ei II 321.

Wirkungsäquivalent: siehe Aequivalent, Gleichgewicht.

Wirkungen, gestaltende im Organischen II 904 A.; unvollkommene Kenntniss derselben II 93; daraus folgende Einschränkung der Anwendbarkeit des Satzes: gleiche Wirkungen haben gleiche Ursachen II 92; gestaltende W. per continuitatem et contiguitatem, differenzirende II 891.

Wirkungsweisen, gestaltende beständige II 82, 187, 1018, I 804–816, II 1025—1031; besondere im Organischen II 189, 318; statt Naturgesetze II 39.

Wundernetze, Entstehung durch vererbte Gefässweite I 326 A.

Wundheilung im Embryo: II 196, 200, 440 A.; siehe Heilung.

Wundpigmentirung am Embryo II 150, 195, 197.

Wundreaction junger Froschembryonen II 149, 196.

Zähne, seitliches Wandern derselben I 268, 747.

Zeit der Bestimmung der embryonalen Gestaltungen II 95 u. f., II 286; der Hauptrichtungen II 95—124, II 286 u. f.; Z. der Gestaltungsursachen II 37, 87.

Zelläquator, electrischer II 593.

Zelle, Selbstständigkeit II 40, Beschränkung der Selbstständigkeit II 41, 806; Kampf resp. züchtende Auslese unter ihnen I 251—260, II 494. Richtende Wirkung auf Nachbarzellen II 318; Umdifferenzirende Wirkung aufeinander bei der Postgeneration II **491**, **495**, **502**, 506, 507, 509, 510, Reihenfolge der Vorgänge dabei II 491, 500, Ablenkung der Differenzirungsrichtung 496 u. f., 500, 504.

Zellgestalt, ihr Einfluss auf die Theilungsrichtung; siehe Zelltheilungsrichtung.

Zellgranula II 85.

Zellkern, siehe Kern.

Zellleib, seine Function I 254; siehe Dotter; gestaltende Wirkung II 890 A., 932—939, 1009 u. f.; gestaltende Correlationen mit dem Kern II 927—939, 474; siehe auch Kern; züchtende Theilauslese in ihm I **231—250**.

Zellordnung, active II 453, 457, 804, 987—995; siehe auch Zellwanderung, **Cytotropismus**, Chemotropismus.

Zellpolfelder, electrische II 593.

Zelltheilung, selbstständige qualitative Materialscheidung II 452; richtige Anordnung, selbstständige II 453; nicht nothwendig differenzirende Wirkung derselben II 317 A.; Verschiebung der Theilungsstelle in die Anstichstelle II 166; Beginn an der Anstichstelle II 163.

Zelltheilungsrichtung, Abhängigkeit von der „Gestalt" der Furchungszelle II 118, 303 u. f., 336, 339 u. f., 407, 866, 890, 927 u. f., 972 u. f.; Unabhängigkeit von der Gestalt II 866; bei Zwangslage II 302, 336; Einfluss der Electricität II 319, 556, 571; siehe auch Kerntheilungsrichtung.

Zellwanderungen beim Wachsthum der Keimblätter II 801; bei der Re- und Postgeneration II 801; siehe auch Zellordnung.

Zerfällung verschieden gerichteter Wirkung auf rechtwinkelige, stärkste Componenten in der Structur der Organe I 180, 181 Anm. 2, 183, 359, 368, 510 u. f., 679 u. f.; siehe auch functionelle Structur.

Züchtung, unter den Personen I 116, 155, s. a. Personalauslese; unter den „Theilen" des Organismus, durch den Stoffwechsel I 232; Bedingungen I 276; Wirkungsgrösse I 382; siehe auch „Kampf der Theile" und „Theilauslese", Kern, Zellleib; Wegzüchtung nichtgebrauchter Theile II 68; successive Z. der Grundfunctionen des ersten Lebens I 409, II 1022.

Züchtungslehre, ihre Mängel I 425 II 66, ihre jüngsten Gegner II 68.

Zuchtwahl, Leistungsgrösse derselben I 116, 123, 159, Beschränkung I 184; Mangel ihrer Wirkung auf das Greisenalter I 653.

Zug I 678, als functioneller Reiz und als Entstehungsreiz des Bindegewebes II 227; Zug findet im Knochen statt I 681.

Zugconstruction I 682.

Zugfasern des Bindegewebes I 513.

Zugknochen I 760 A.; reiner, fehlt den Säugern I 745.

„**Zurückverwandlung**" aus dem entwickelten in den unentwickelten Zustand I 214 A., II 61, 62, 1023.

Zwang bei der organischen Gestaltung II 245.

Zwangslage des Froscheies: einfache II 325; schiefe II 325, 396; gerade II 325, 396; Methode II 347, 396 u. f.; ihre Wirkung II 165, 177, 343, auf die Copulationsrichtung II 367, 399, 404, auf die Theilungsrichtung II 325 u. f., 339, 399, 406. Erste Furche nicht senkrecht II 326; Wirkung auf die Richtung der Medianebene II 403, siehe Medianebene; Bedeutung von Pflügers Versuch II 262, 343, 848; Z. der Froscheier im Mutterleib II 290, 409.

Zweck, wirkt nur indirect, durch functionelle Anpassung „gestaltend" im Organismus II 1020.

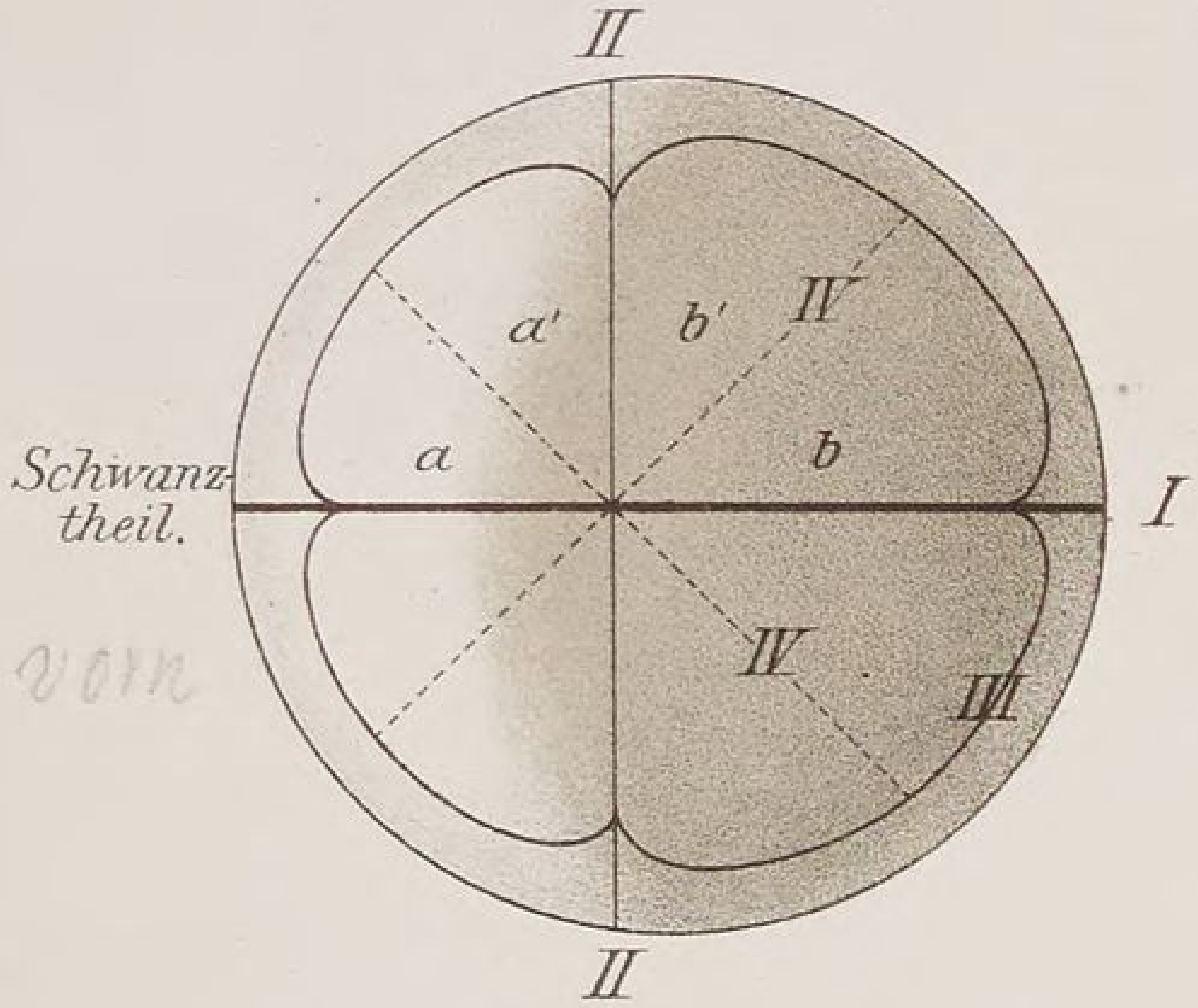
Zweckmässigkeit der organischen Gestaltungen, siehe Dauerfähigkeit, Selbstnützlichkeit; feine innere Z. der Organismen I 137, 155; ihre Entstehung s. Selbstgestaltung, functionelle Anpassung.

Zwischenwirbelscheiben, Function als hydraulische Presse und Bedeutung ihrer Structur I 182.

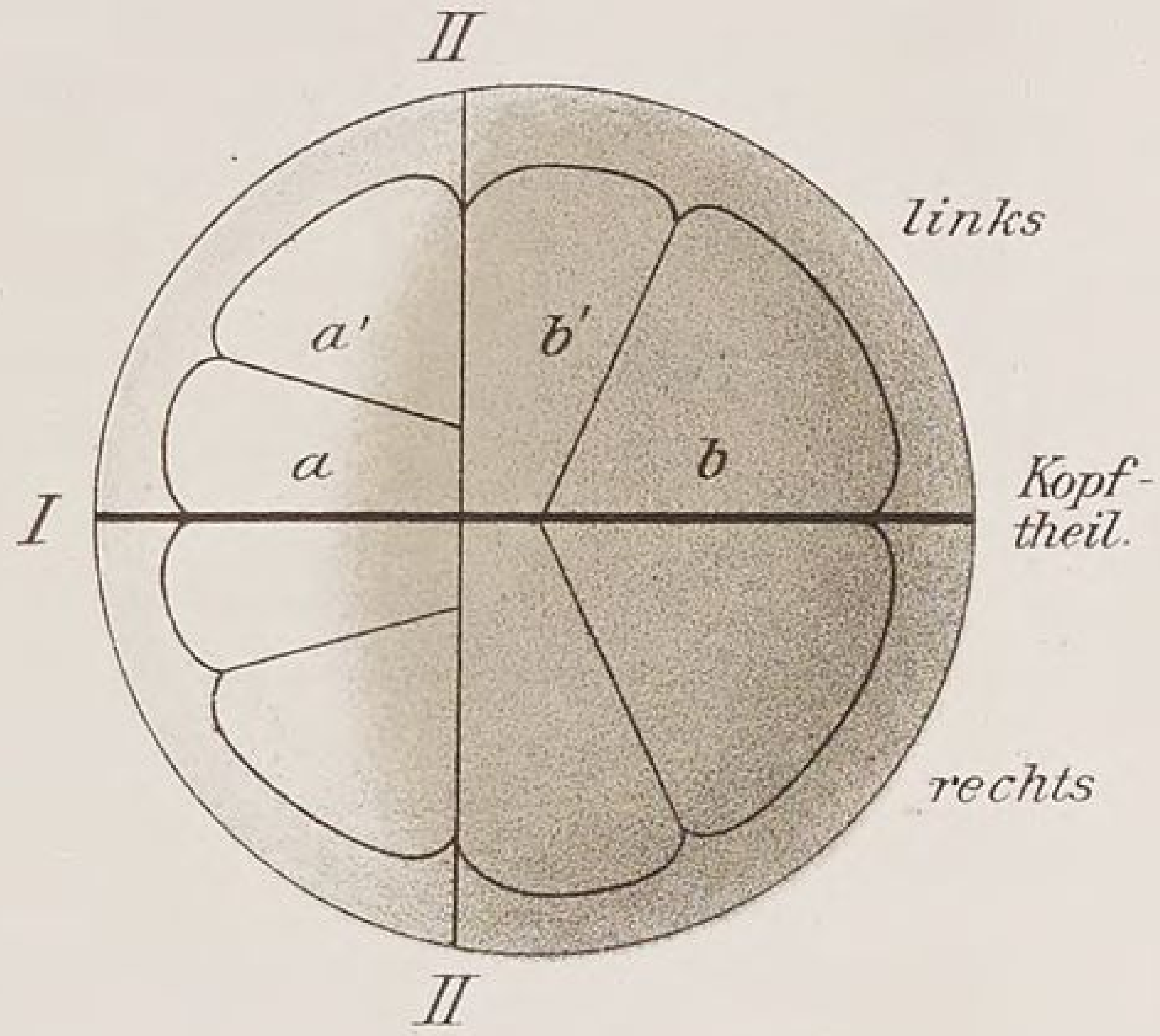
Sta... München

Furchungsschema von Rana esculenta.

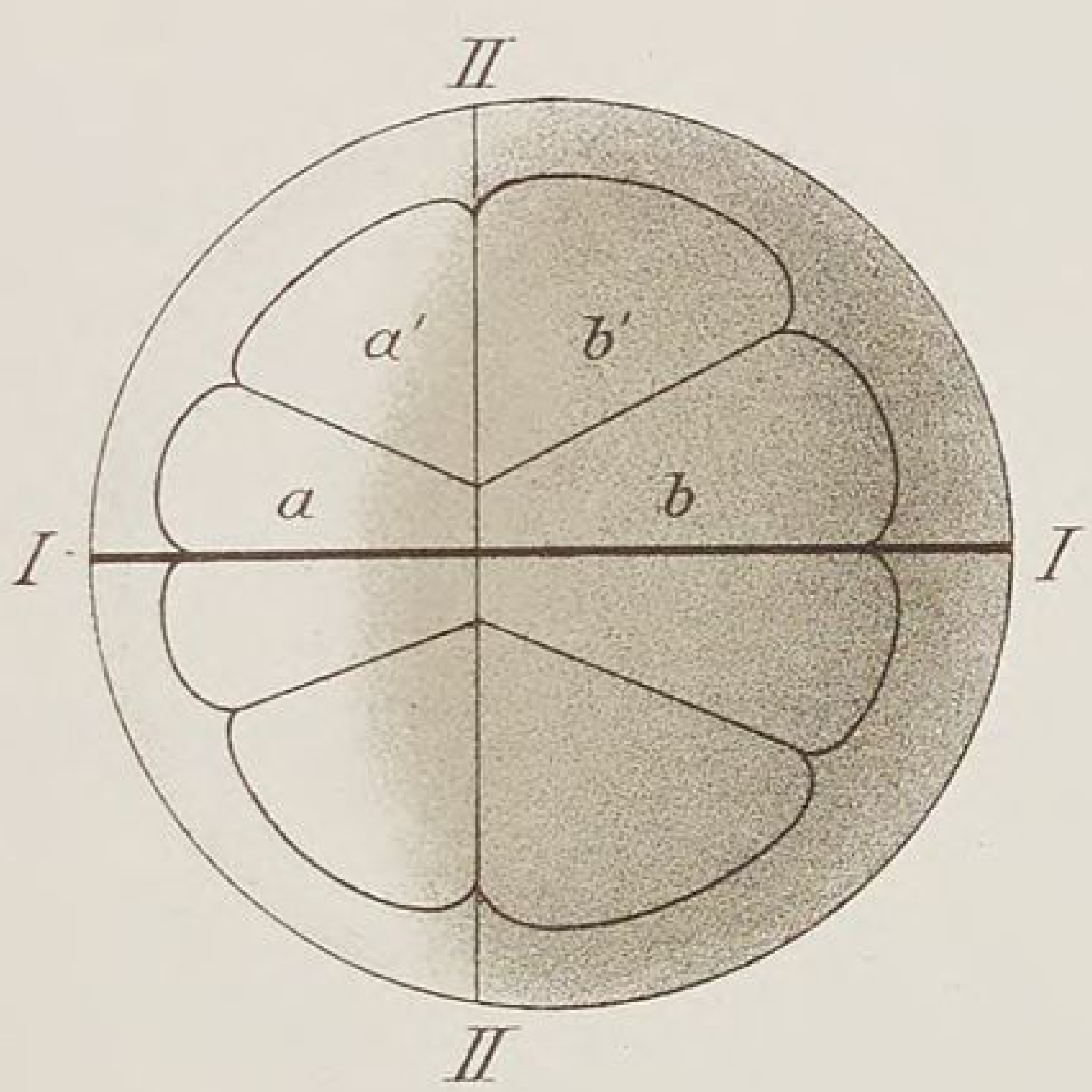
1.



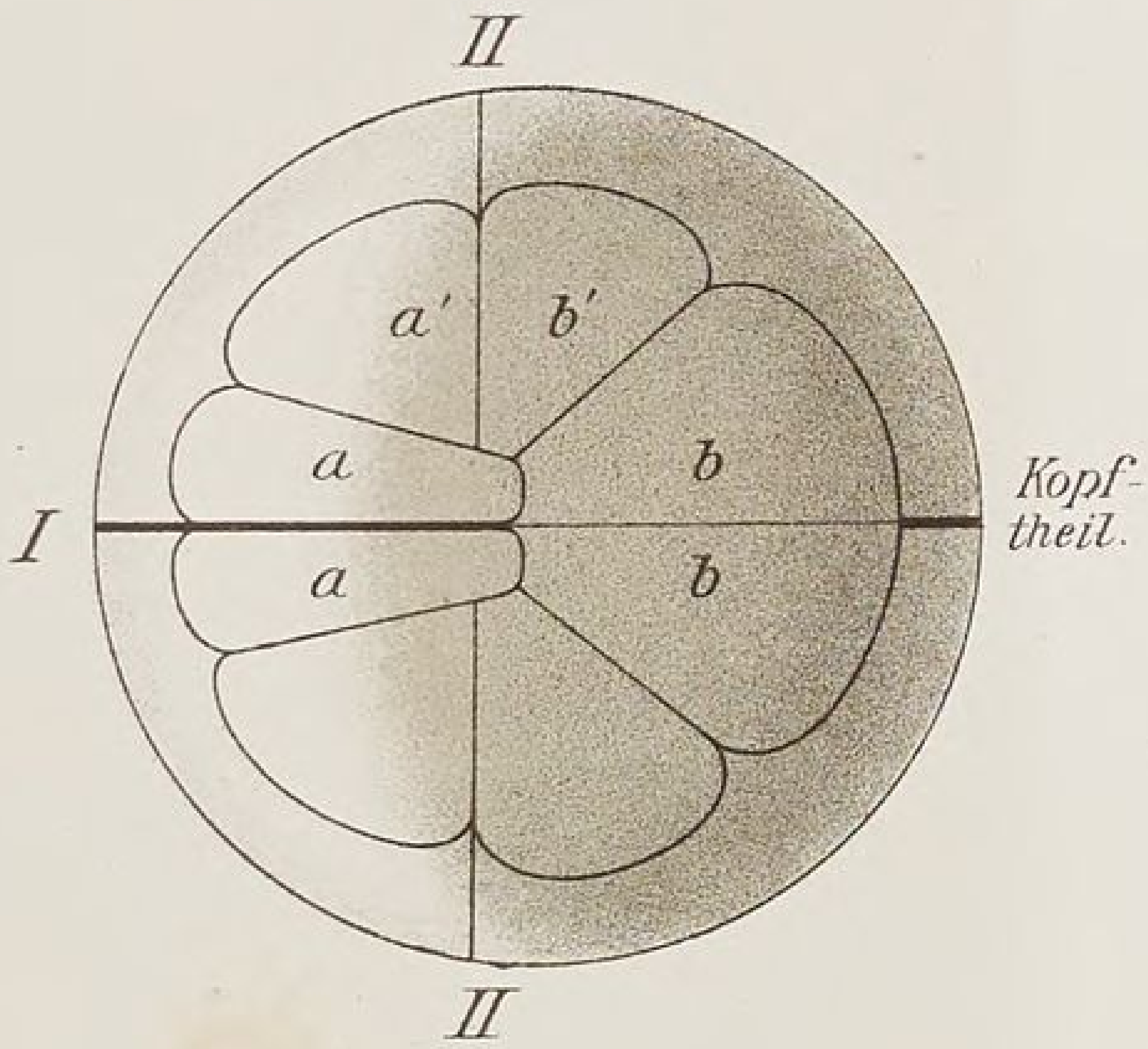
2.



3.

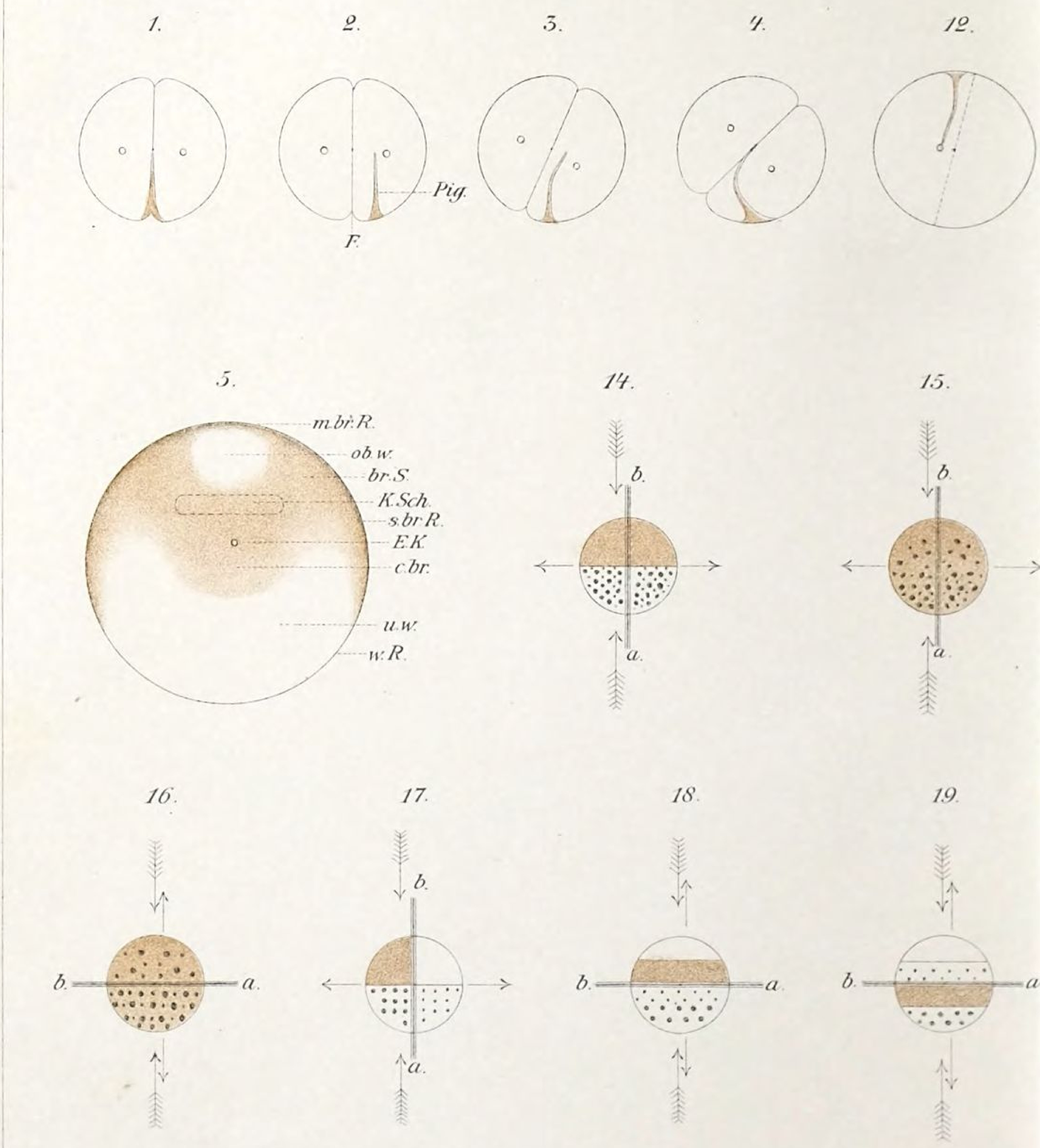


4.



W. Roux del. *Kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.*

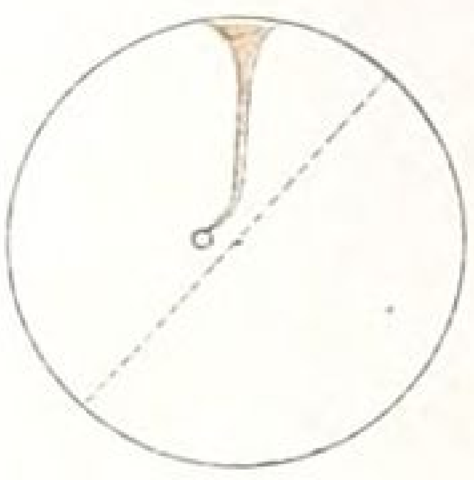
Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.



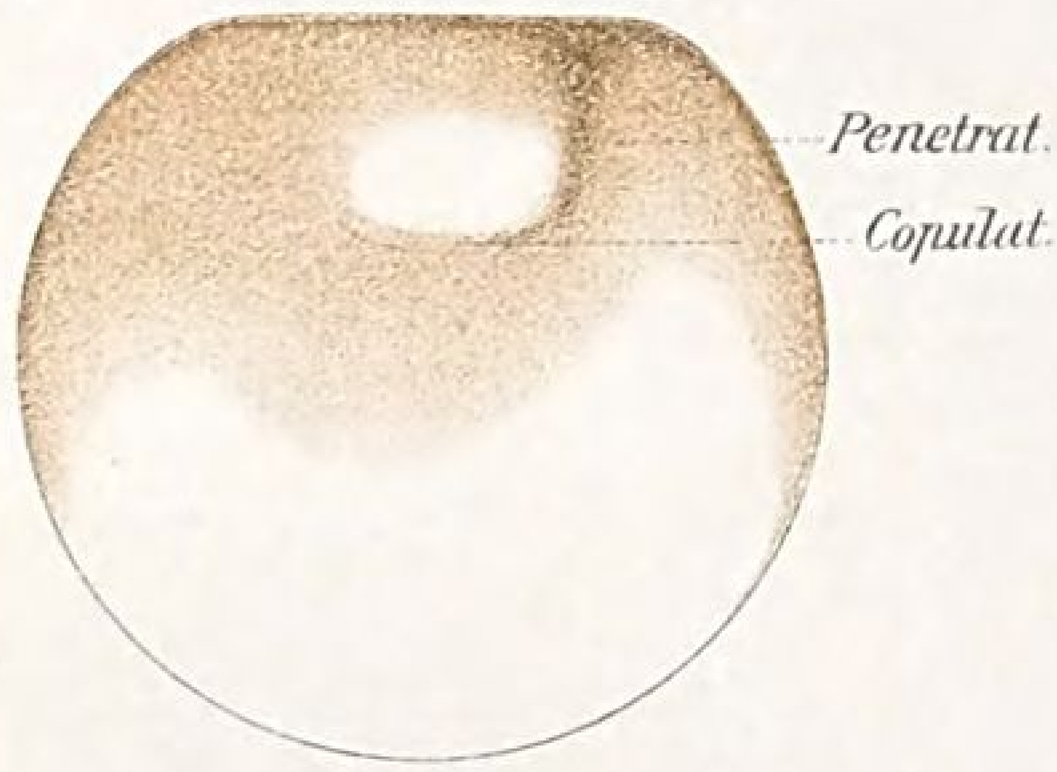
W. Roux del.

Verlag v. Wilh. Eng

13.



6.



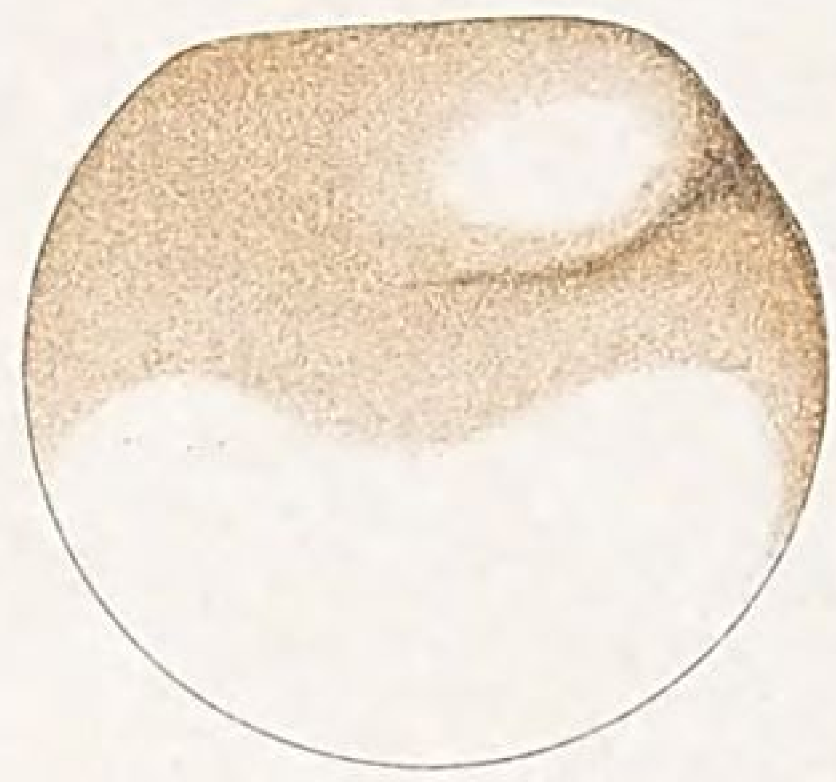
7.



8.



9.



10.



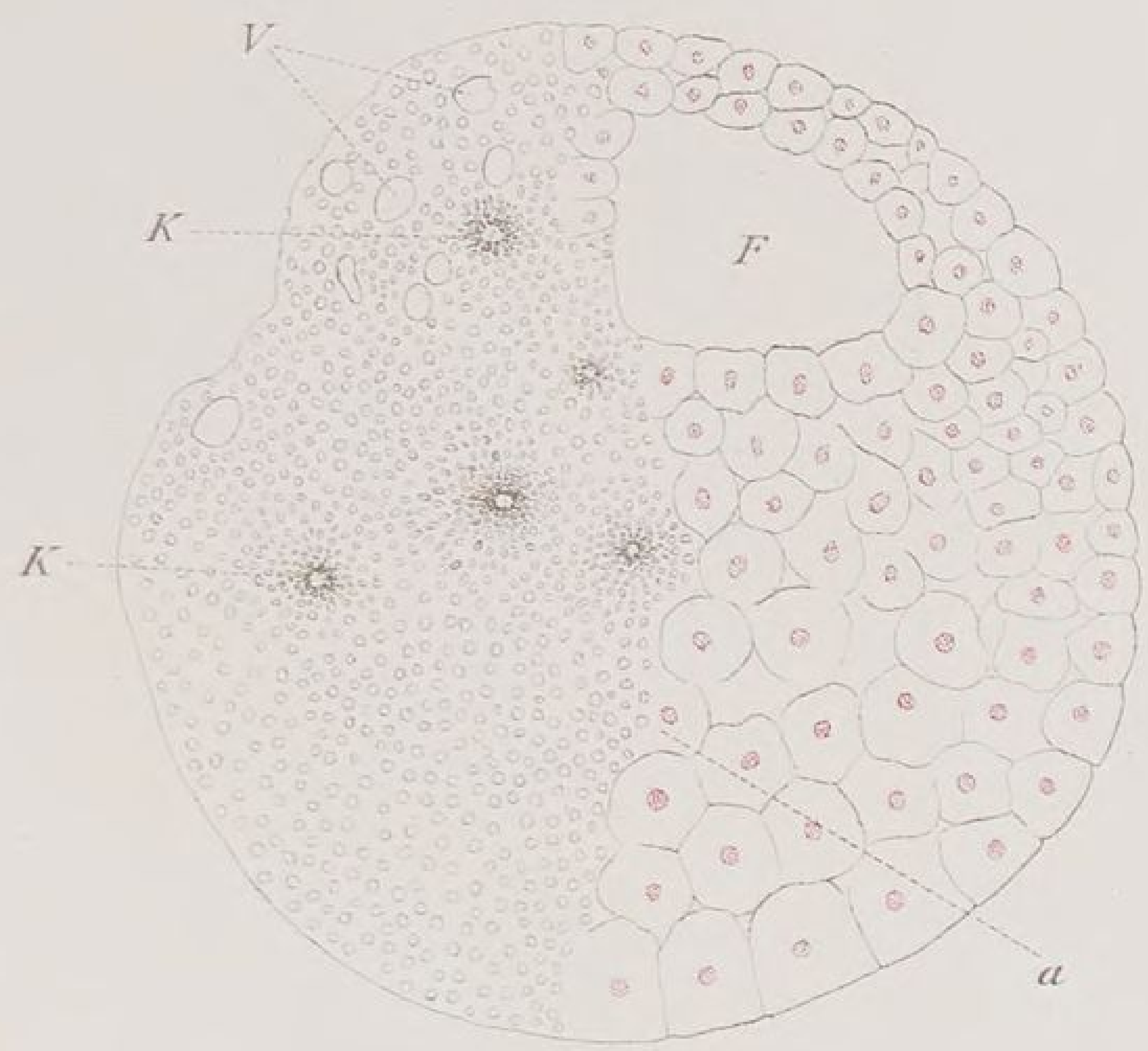
11.



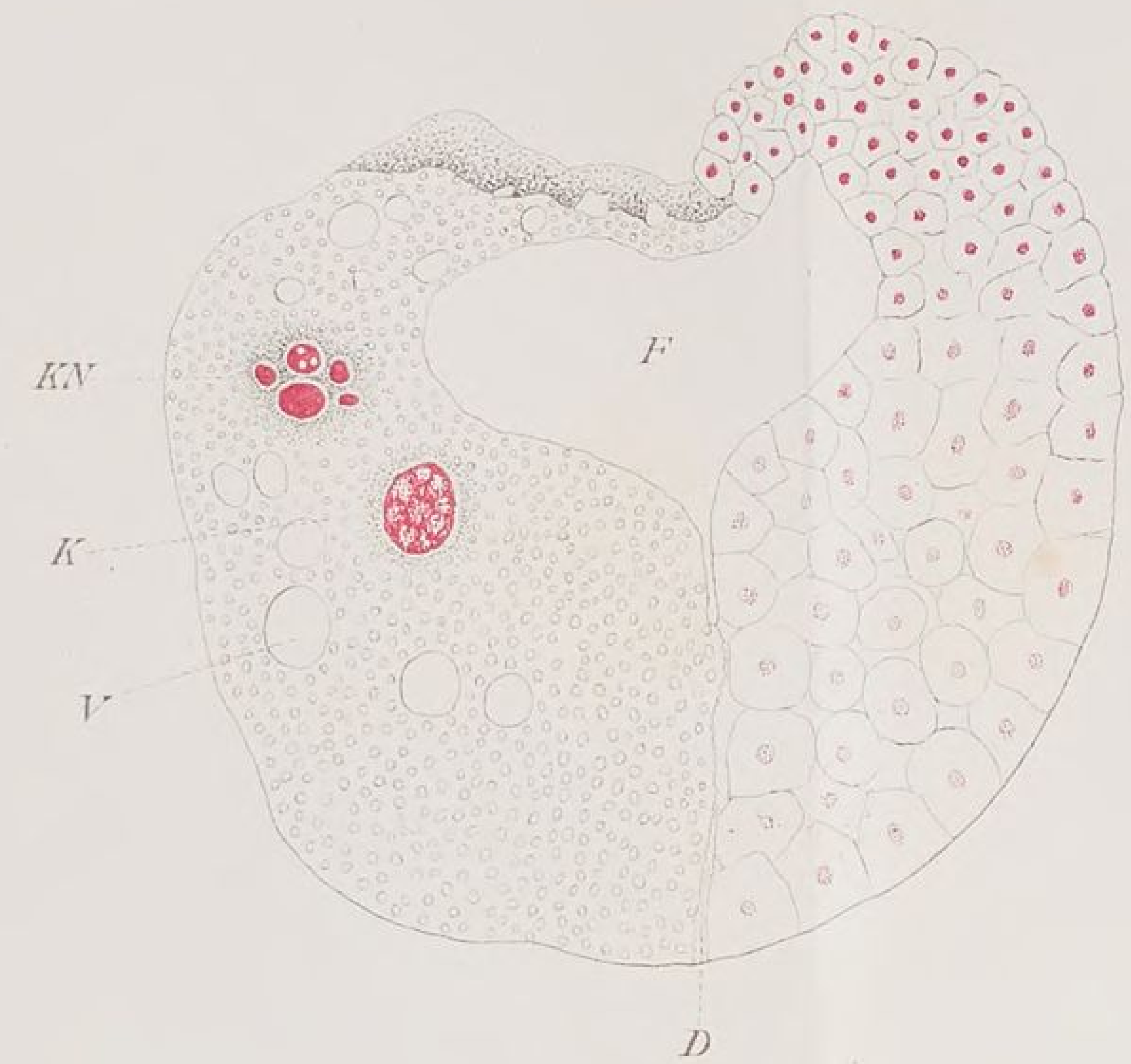
Kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Engelmann in Leipzig.

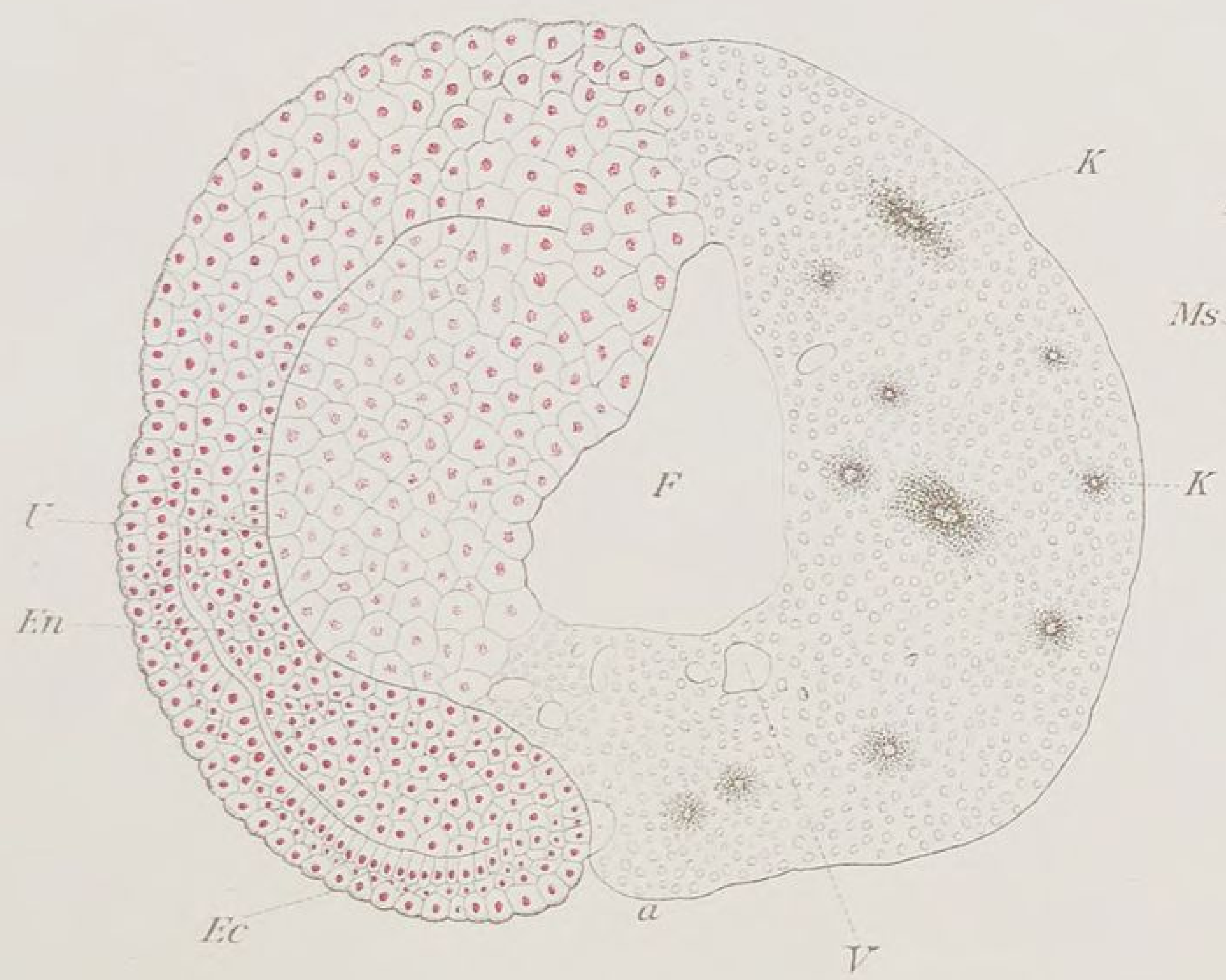
1.



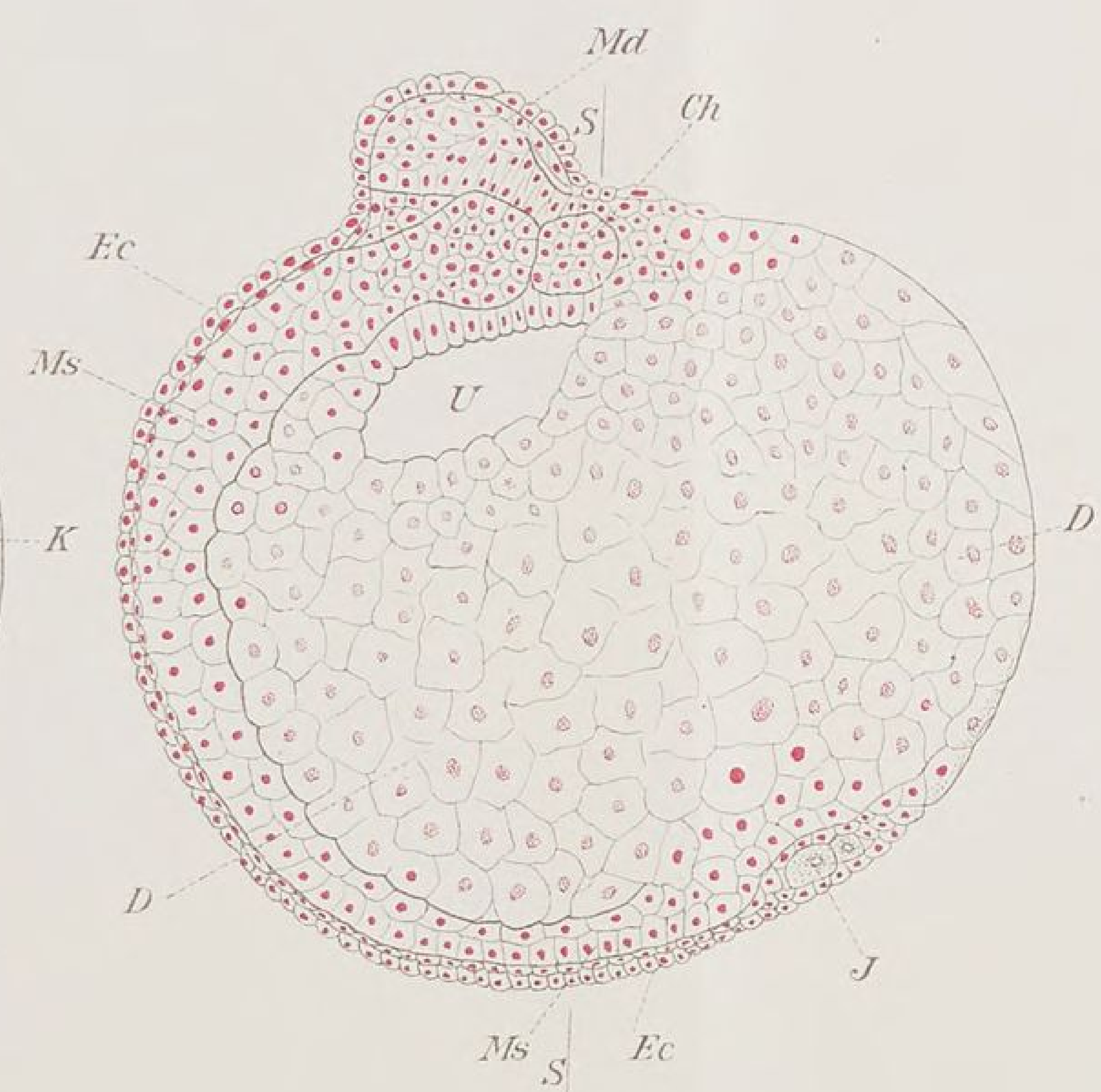
2.



3.



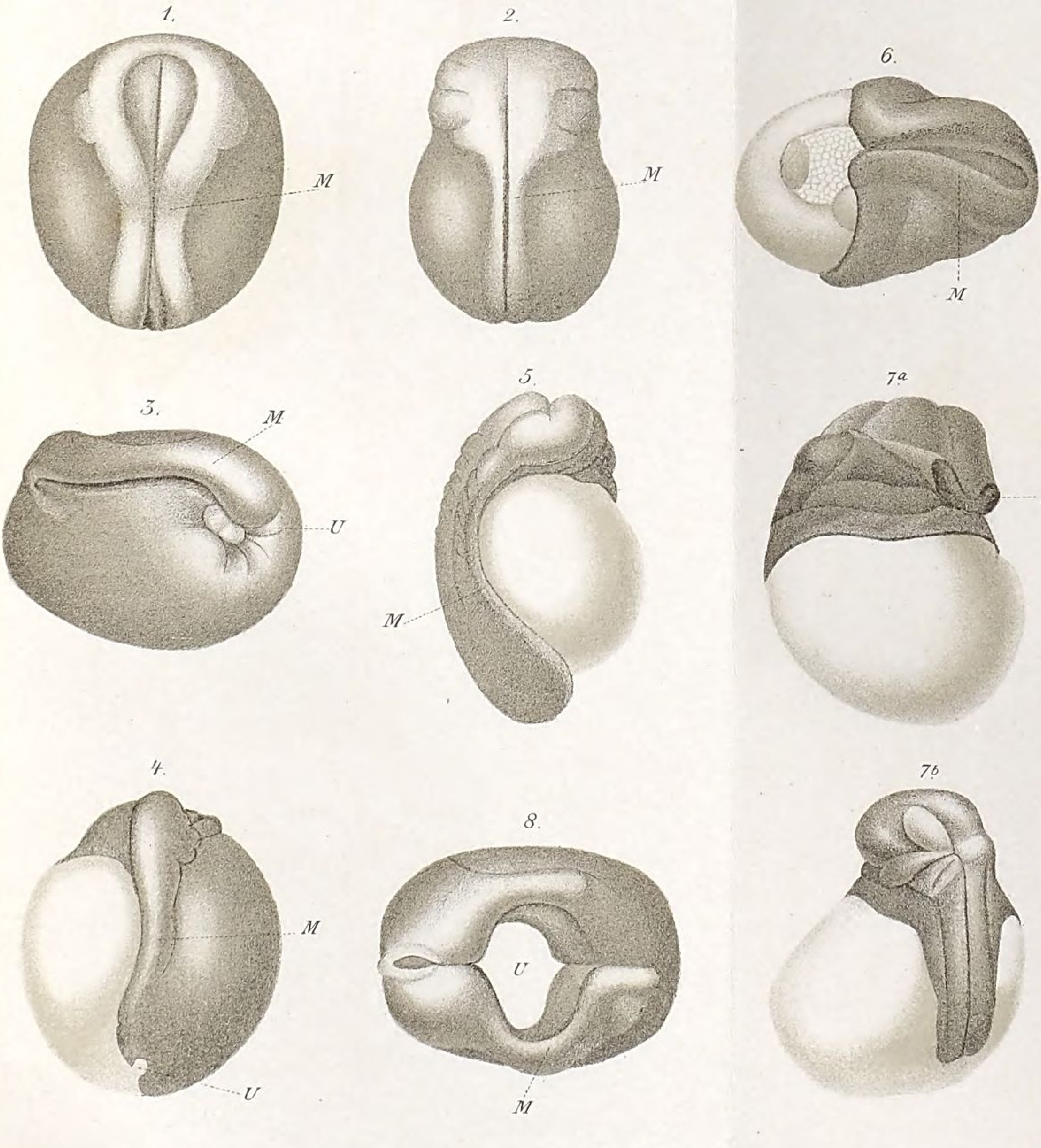
4.



W. Roux del.

Kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

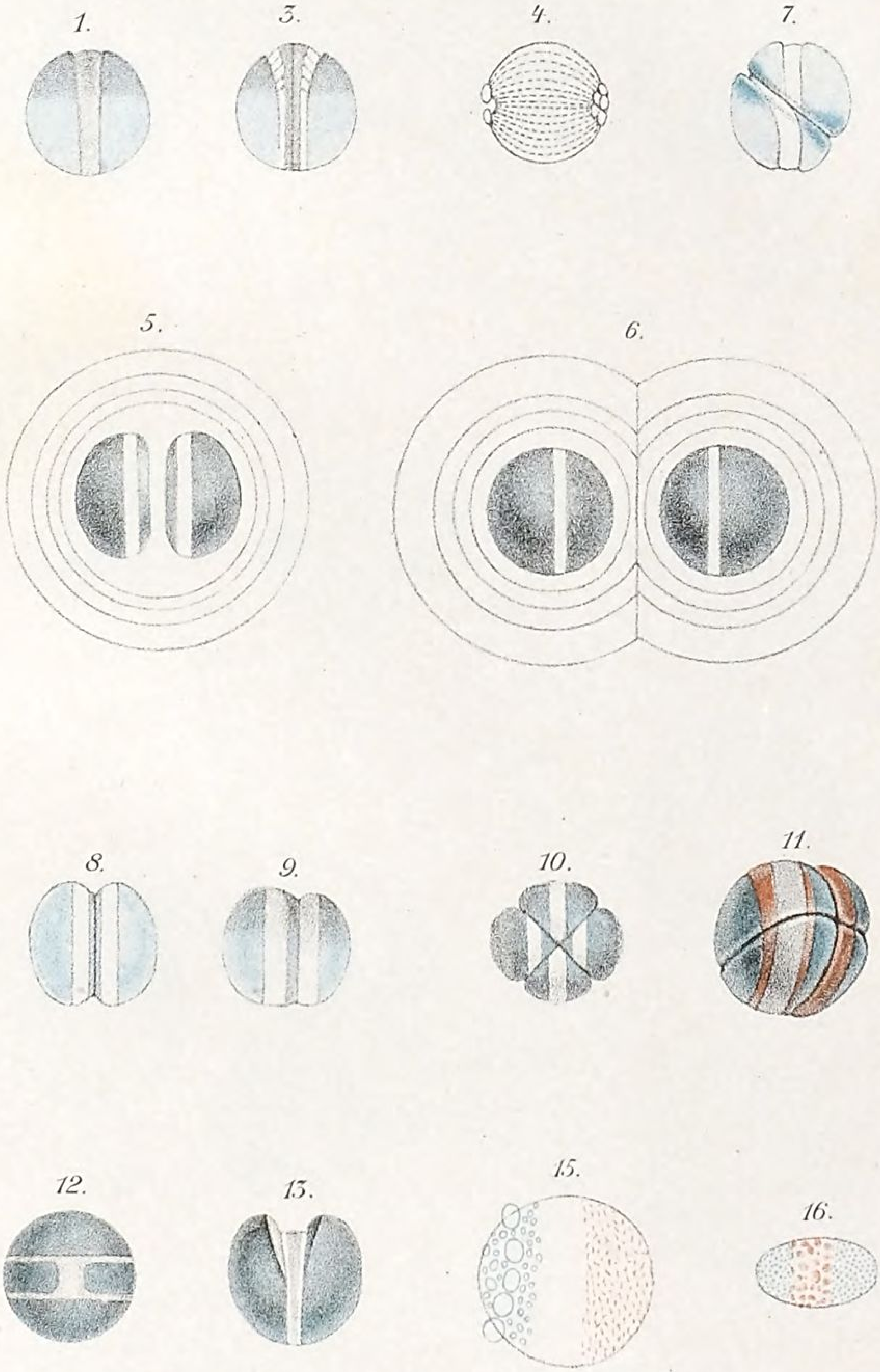
Verlag v Wilh. Engelmann in Leipzig.



W. Roux del.

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

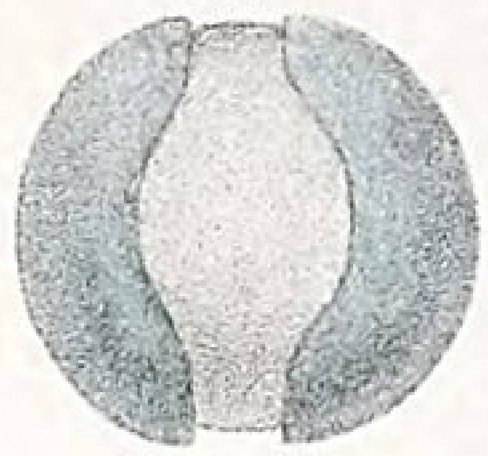


W. Roux del.

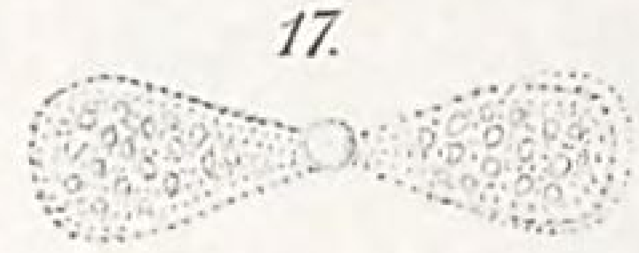
Kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

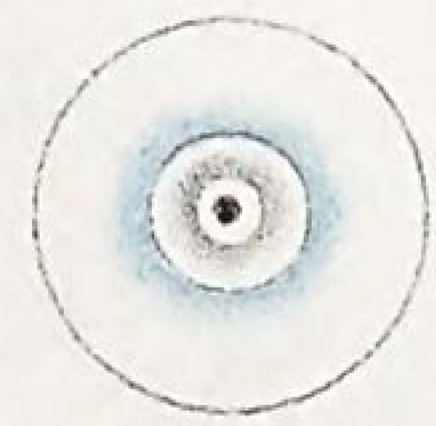
14.



17.

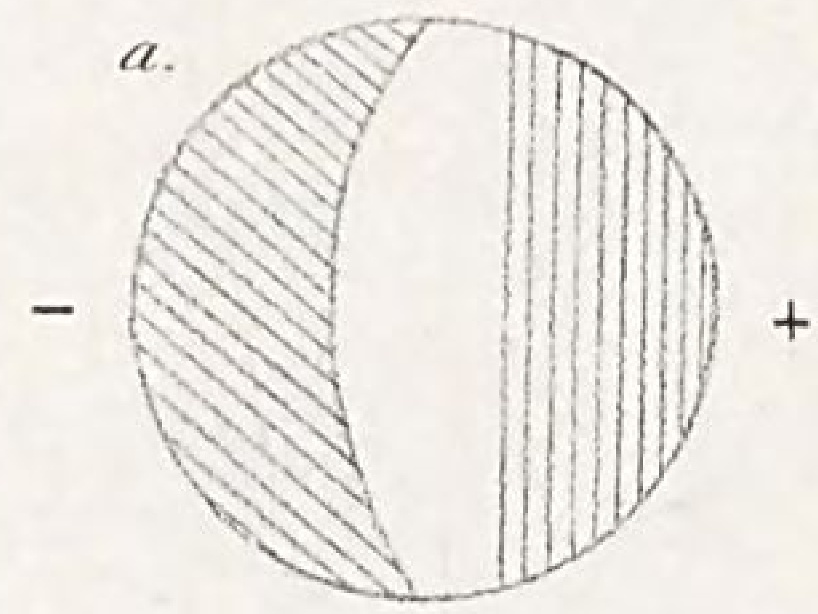


21.

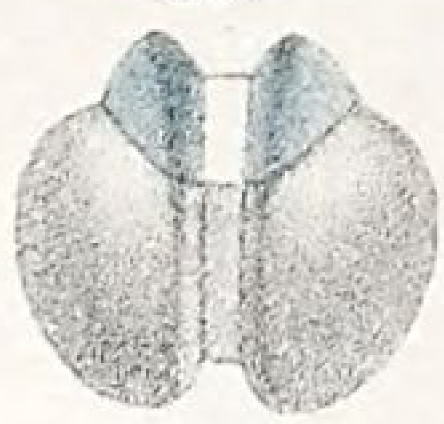


22.

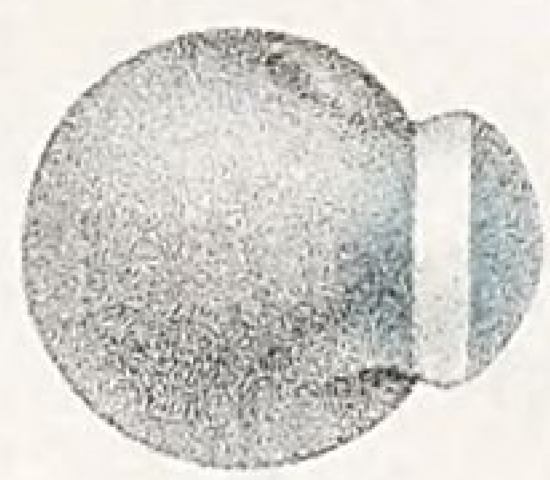
a.



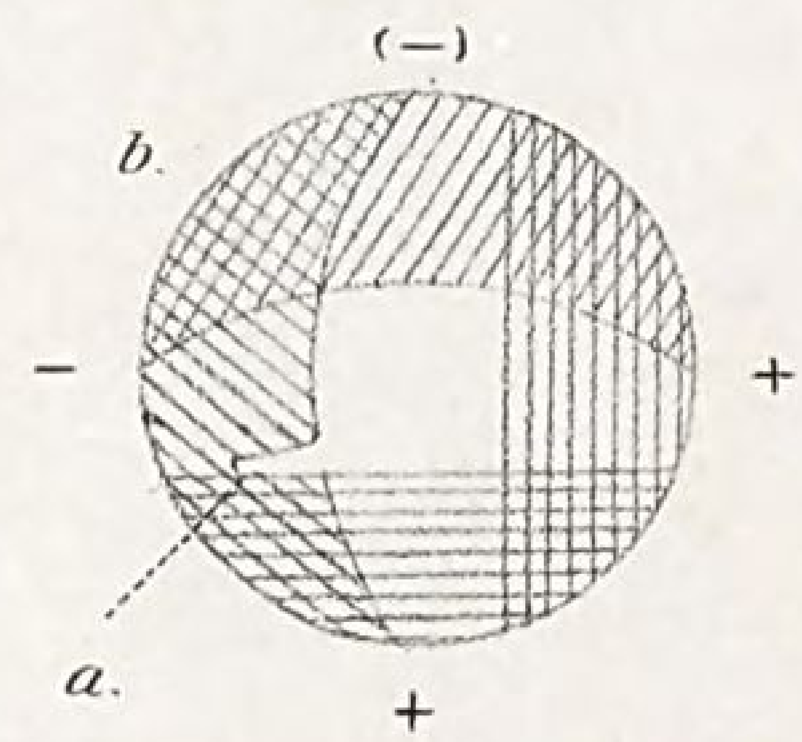
18.



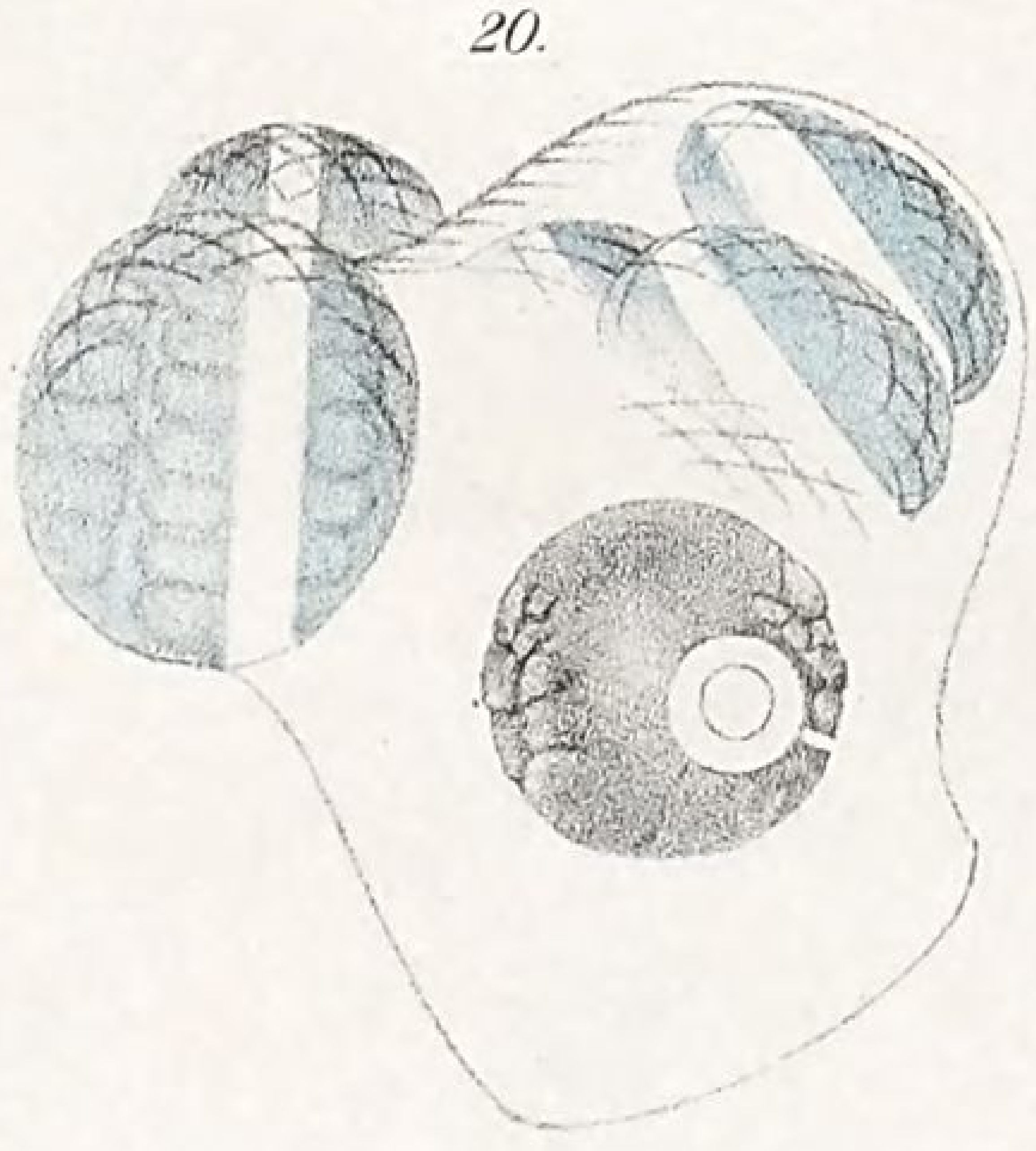
19.



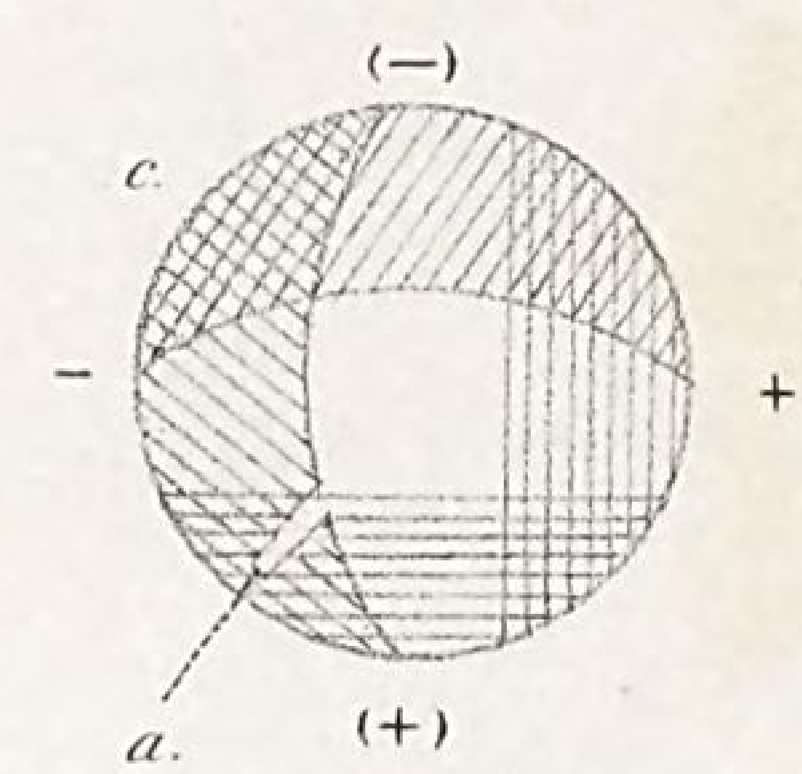
b.



20.



c.

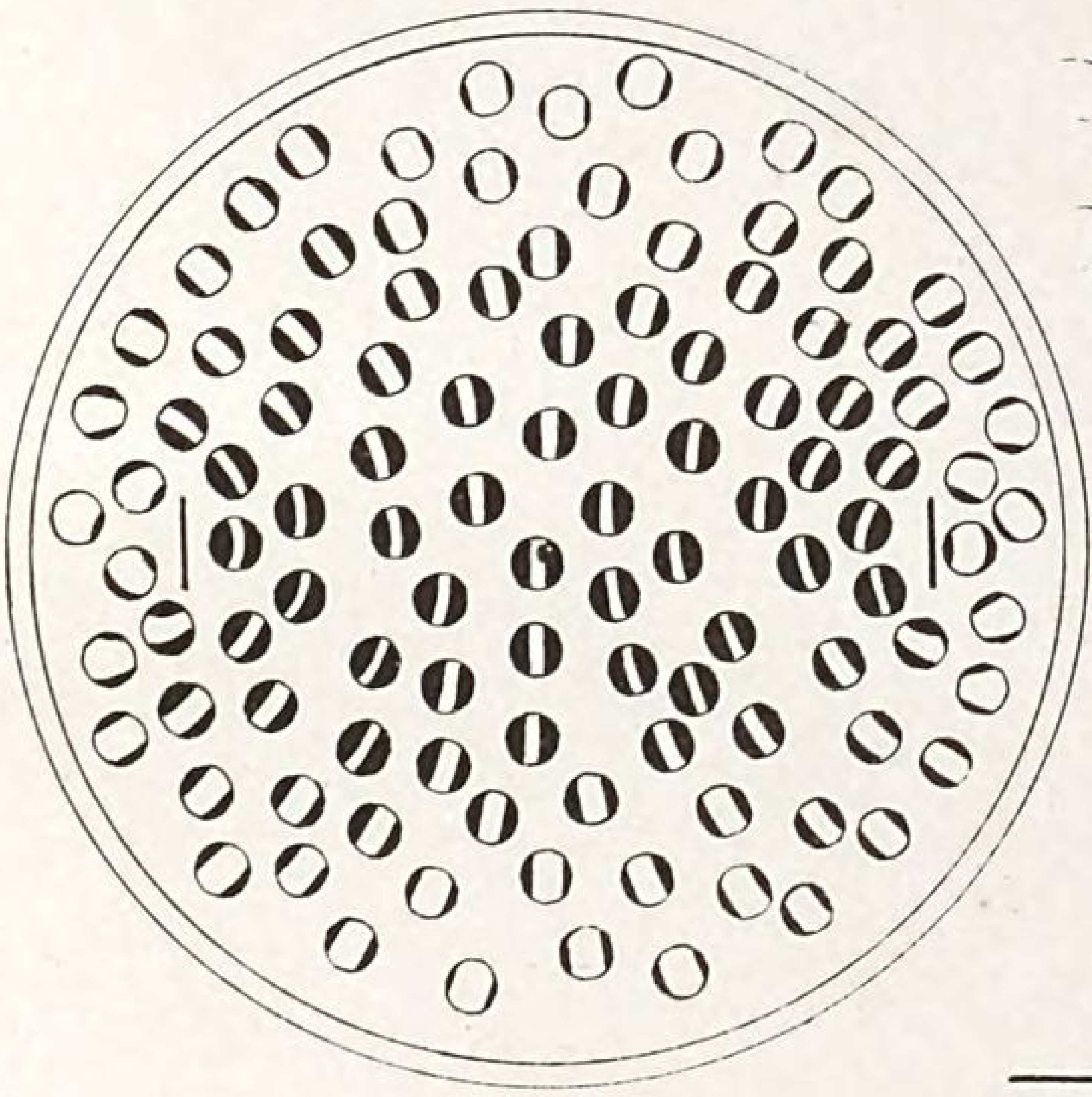


W. Roux del.

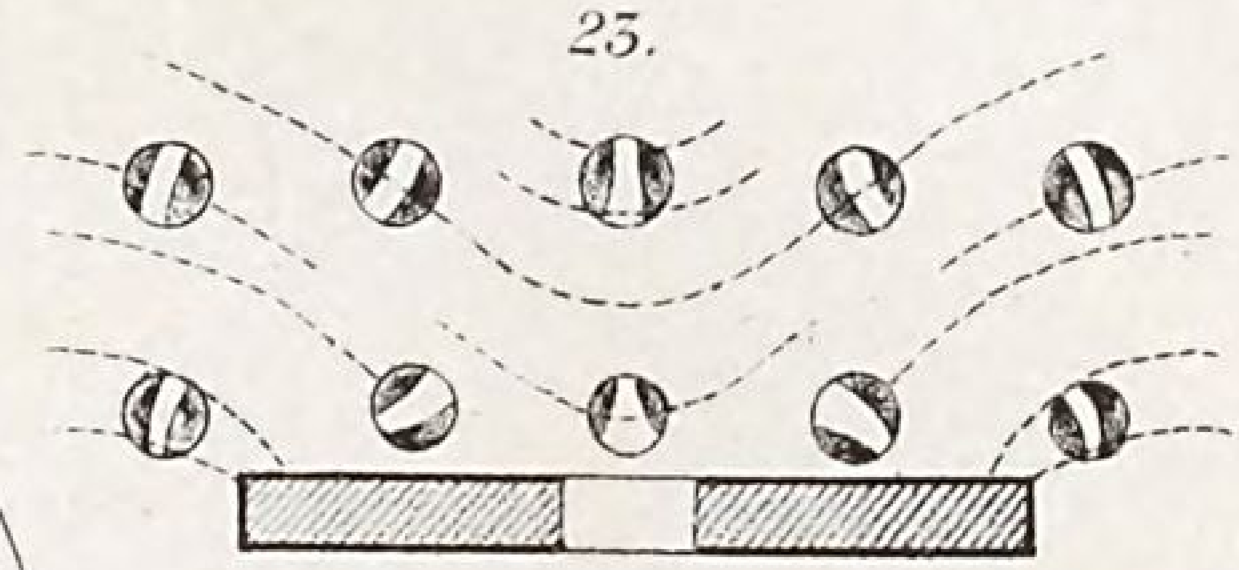
Kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

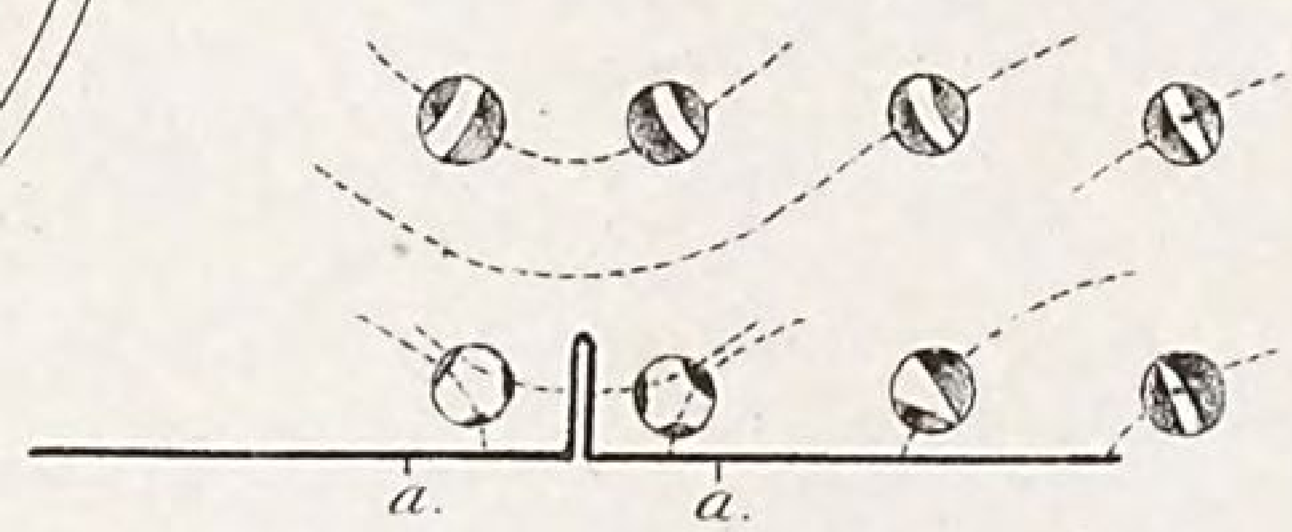
2.



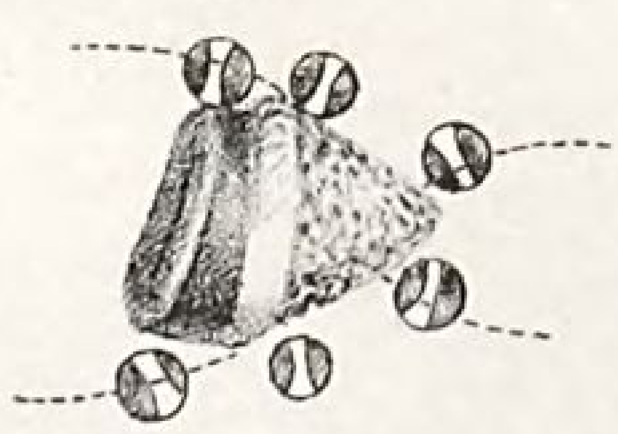
23.



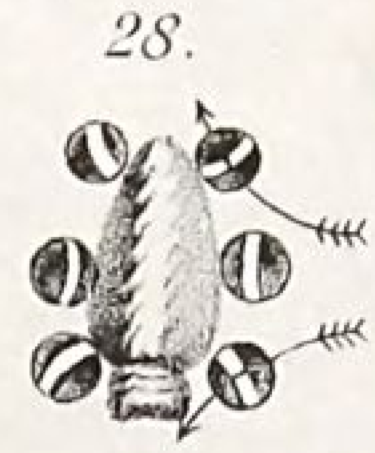
24.



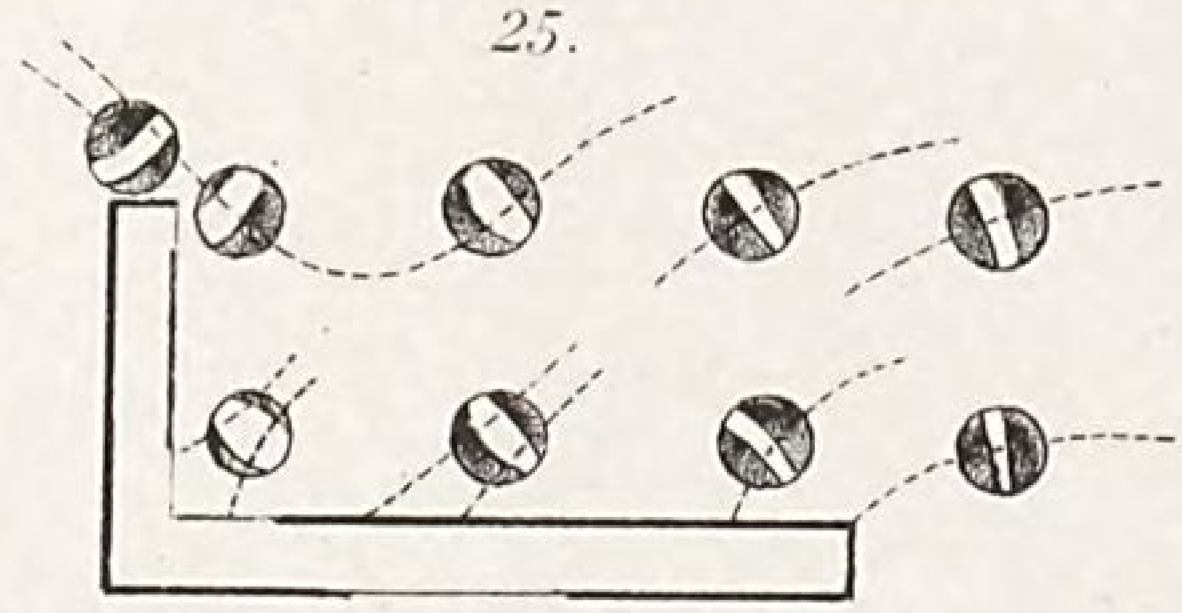
27.



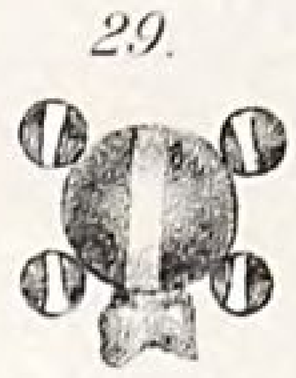
28.



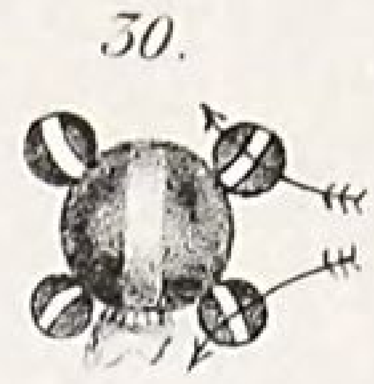
25.



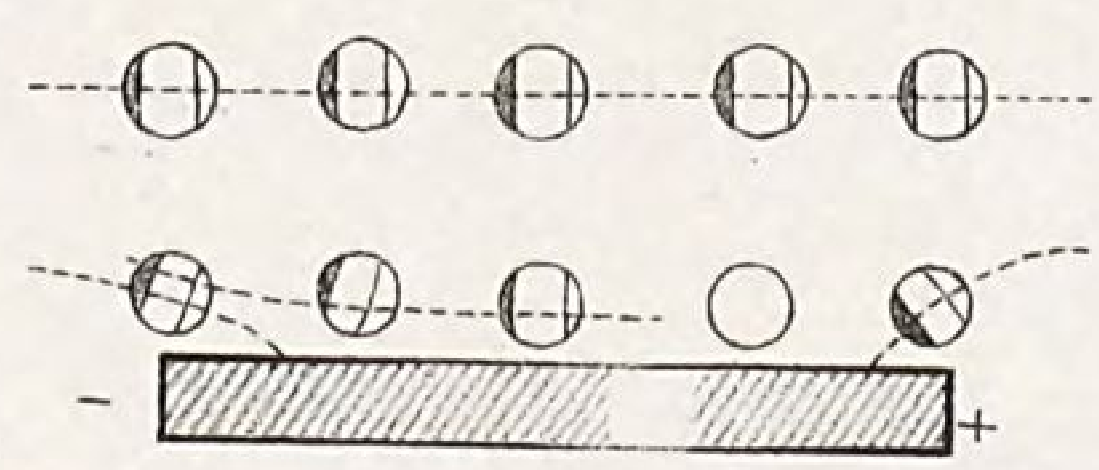
29.



30.



26.



W. Roux del.

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Ebner, V. v., Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisirter Substanzen. Mit 8 Holzschnitten. gr. 8. 1882. Mk. 6.—

Exner, Sigm., Leitfaden b. d. mikroskop. Untersuchung thierischer Gewebe. 2. verbess. Aufl. Mit 7 Holzschn. 8. 1878. Mk. 2.40

Festschrift, Albert von Kölliker zur Feier seines siebenzigsten Geburtstages gewidmet von seinen Schülern. Mit 17 Tafeln. gr. 4. 1887. Mk. 40.—

Inhalt: Gegenbaur, C., Ueber die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Mit Taf. I u. 2 Holzschn. — Eberth, C. J., Zur Kenntniss der Blutplättchen bei den niederen Wirbelthieren. Mit Taf. II. — v. la Valette St. George, Zelltheilung und Samenbildung bei Forficula auricularia. Mit Taf. III u. IV. — Hensen, V., Ein photographisches Zimmer für Mikroskopiker. Mit Taf V. — Wiedersheim, Rob., Das Geruchsorgan der Tetrodonten nebst Bemerkungen über die Hautmuskulatur derselben. Mit Taf. VI. — v. Nussbaum, Ueber Unglücke in der Chirurgie. — Solger, B., Die Wirkung des Alkohols auf den hyalinen Knorpel. Mit Taf. VII u. VIII. — Reubold, Ueber Pancreasblutung vom gerichtsärztlichen Standpunkte. — Forel, F. A., La pénétration de la lumière dans les lacs d'eau douce. — Orth, J., Ueber die Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften. — Schottelius, M., Biologische Untersuchungen über den Micrococcus prodigiosus. Mit Taf. IX. — Müller, P., Bemerkungen über physiologische und pathologische Involution des puerperalen Uterus. — Kunkel, A. J., Ueber die quergestreifte Muskelfaser. — Kölliker, Th., Ueber die Hernia processus vaginalis encystica. — Kirchner, W., Ueber Divertikelbildung in der Tuba Eustachii des Menschen. Mit Taf. X. — Rosenberger, J. A., Ein Vorschlag zur Behandlung gangraenescirender Darmwandbrüche. — Schultze, O., Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches. Mit Taf. XI u. XII u. 1 Holzsch. — Felix, W., Die Länge der Muskelfaser bei dem Menschen u. einigen Säugethieren. Mit 1 Holzschn. — Riedinger, F., Ueber Ganglion periosteale (Periostitis albuminosa). — Virchow, H., Ein Fall von angeborenem Hydrocephalus internus, zugleich ein Beitrag zur Mikrocephalenfrage. Mit Taf. XIII u. XIV u. 7 Textfig. — Richter, W., Ueber zwei Augen am Rücken eines Hühnchens. Mit Taf. XV. — Flesch, M., Versuch zur Ermittelung der Homologie der Fissura parieto-occipitalis bei den Carnivoren. Mit Taf. XVI. — Decker, Fr., Zur Physiologie des Fischdarmes. — Helfreich, Fr., Eine besondere Form der Lidbewegung. — Stöhr, Ph., Ueber Schleimdrüsen. Mit Taf. XVII und 1 Textfigur.

Huxley, Thomas H., Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Autorisirte deutsche Ausgabe von J. W. Spengel. Mit 179 Holzschn. gr. 8. 1878. Mk. 14.—

Krause, W., Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Rücksicht bearbeitet. 2. Auflage. Mit 161 Figuren in Holzschnitt. gr. 8. 188[illegible]. Mk. 8.—

Rauber, A., Elasticität u. Festigkeit d. Knochen. Anatomisch-physiologische Studie. Mit 2 Lichtdruck-Taf. gr. 4. 1876. Mk. 6.—

— Primitiv-Streifen u. Neurula der Wirbelthiere in normaler u. patholog. Beziehung. Mit 32 Holzschn. gr. 8. 1878. Mk. 2.40

Rosenberg, Emil, Eine vergleichende Beurtheilung der verschiedenen Richtungen in der Anatomie des Menschen. Vortrag beim Antritt der Professur für Anatomie an der Universität zu Utrecht am 28. September 1888. 8. 1889. Mk. —.80

Roux, Wilh., Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Eine biologische Untersuchung. Mit 1 Tafel. 8. 1883. Mk. 1.—

— Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung. 8. 1883. Mk. —.60

Ruge, G., Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Primaten. Mit 8 lithographischen Tafeln. Fol. 1886. cart. Mk. 24.—

— Anleitungen zu den Präparierübungen an der menschlichen Leiche. Zwei Teile. 8. 1888.

I. Teil: Allgemeines, Muskelsystem, Leibeshöhle und die Organe in ihr, Kehlkopf, Damm, Uro-Genitalsystem. Mit 34 Figuren im Text geh. Mk. 4.— geb. Mk. 4.60

II. „ Präparation der Blutgefässe und des Nervensystems. Mit 18 Figuren im Text. geh. Mk. 2.— geb. Mk. 2.60

Steinmann, Gustav, und Ludwig Döderlein, Elemente der Paläontologie. Mit 1030 Figuren im Text. gr. 8. 1890. geh. Mk. 25.—, geb. Mk. 27.—

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

K. POSCHEGA
Buchbinderei - Stampel
8031 PUCHHEIM
Augsburger Straße 33 1/2

Roux, Wilhelm,

Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen von Wilhelm Roux

Bd.: 2

Leipzig 1895

4 H.nat. 134 i-2
urn:nbn:de:bvb:12-bsb11499496-6